H 52
EXD Late
Recorded from this-co
COMMONWEALTH INST. ENTOMOLOGY LIBRARY
- 2 JUL 1957
SERIAL SEPARATE EU.447

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI ВЫП. 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1947

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

РЕДАКЦИЯ

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (редактор), Б. С. МАТВЕЕВ (зам. редактора),
Л. Б. ЛЕВИНСОН (секретарь), В. В. АЛПАТОВ, акад. Л. С. БЕРГ, чл.-корр.
В. А. ДОГЕЛЬ, Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, С. И. ОГНЕВ, А. Н. ФОРМОЗОВ

ТОМ XXVI 1947 ВЫПУСК 5
сентябрь—октябрь

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 5

К 30-ЛЕТИЮ ВЕЛИКОЙ ОКТЯБРЬСКОЙ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ

30-летие Великой Октябрьской социалистической революции, вызвавшей к жизни и мощному развитию Советское социалистическое государство, является датой, к которой естественно приурочивается проведение смотра, сделанного за эту новую великую эпоху в истории нашей родины.

Такая задача распространяется и на те отрасли зоологических наук, которые представлены на страницах нашего журнала. Она принципиально не нова, ибо предшествовавшие мемориальные даты жизни и развития Советского государства также побуждали к публикованию статей соответственного порядка. Первым опытом в этом направлении явилась книга «Десять лет советской науки», включавшая сборник статей под редакцией Ф. Н. Петрова (Госиздат, 1927). Всем биологическим наукам была посвящена одна большая статья проф. Немилова (125 стр. с рисунками); по причине ее очень широкого общего характера зоологические данные освещены мало — всего едва ли дюжина страниц. Следующие даты — 15-, 20- и 25-летия СССР — вызвали множество обзорных статей по разным отраслям зоологических наук.

Обилие этой литературы, по мнению редакции, исключает необходимость повторения уже опубликованных данных; с другой стороны, было бы нецелесообразно к 30-летию Октября ограничиваться лишь последним пятилетием. Поэтому редакция избрала иной путь: она дает к 30-летию СССР в «юбилейном» и в последующем номерах Зоологического журнала ряд статей, которые преимущественно излагают более крупные зоологические проблемы или циклы вопросов, разработка и разрешение которых являются характерными показателями того, как развивалась наша наука в социалистическом государстве, само становление которого происходило на научной основе. Тем более великим становится значение дальнейшего развития науки в государстве, в котором все ее достижения направляются на пользу трудящихся.

Особенно многообразны задачи, стоящие и перед биологическими науками после победоносного завершения Великой отечественной войны в разгаре работ IV сталинской пятилетки по восстановлению разрушенного фашистскими бандами народного хозяйства и по дальнейшему мощному развитию социалистического строительства.

Намеченная в Зоологическом журнале форма ознаменования 30-летия Октября вместе с тем не должна быть оторвана от общих итогов развития зоологической науки в СССР. Выход из положения редакция журнала видит в приложении к этому предисловию списка работ обзорного характера. Весьма вероятно, что он не исчерпывающий, так как из орбиты зрения могли ускользнуть некоторые ведомственные издания. В целях сосредоточения в редакции журнала всех статей по зоологии «исторического» характера редакция обращается ко всем читателям

с просьбой сообщить о замеченных ими пропусках, представить точные цитаты статей или — еще лучше — оттиски их или издания, в котором они помещены.

30-летие Великой Октябрьской социалистической революции, недавняя блестящая победа и сокрушение сонма опаснейших врагов Советского Союза, достигнутые силою русского народа и народов братских республик под мудрым водительством великого Сталина, воссоздание мирной работы по социалистическому строительству, направляемому партией и правительством нашей родины, вдохновляют нас — зоологов разных специальностей — к энергичной созидательной работе каждого на своем посту. С этим лозунгом мы и вступаем в новую эру развития культурной и народнохозяйственной мощи нашей социалистической родины.

Академик *Е. Н. Павловский*

ЛИТЕРАТУРА

К десятилетию Великой Октябрьской социалистической революции

1. Догель В. и Курсанов Л., Протистологические работы в Союзе за X лет (1917—1927). Русск. арх. протистологии, т. VII, вып. 1—2, 1928.—2. Немилов А. В., Биология Сб. «Десять лет советской науки (1917—1927)», под ред. Ф. Петрова, 1927.

К пятнадцатилетию Великой Октябрьской социалистической революции

1. Волгин В., Академия Наук к 15-й годовщине Октября, Фронт науки и техники, № 11—12, 1932.—2. Матвеев Б. С., Достижения эволюционной морфологии за 15 лет, Природа, № 3—4, 1933.—3. Северцов А. Н., Эволюционное ученче после Дарвина (1859—1932), Зоологический журнал, XI, вып. 3—4, 1932.

К двадцатилетию Великой Октябрьской социалистической революции

1. Академия Наук Союза Советских Социалистических Республик, Вестн. АН СССР, № 10—11, 1937.— 2. Алпатов В. В., Зоологическая научная литература в СССР к двадцатилетию Октябрьской революции, Зоологический журнал, XVI, 1937.— 3. Берг Л. С., Успехи ихтиологии за 1917—1937 гг., Изв. АН СССР, Отд. матем. и естеств. наук, № 5, 1937.— 4. Бродский К. А., Морские гидробиологические исследования, Вестн. АН СССР, № 2—3, 1939.— 5. Виноградов Б. С., Краткий очерк успехов советской териологии (маммалиологии) за 20 лет, Природа, № 10, 1937.— 6. Виноградов Б. С. и др., Краткий обзор исследований по млекопитающим в СССР за двадцать лет (1917—1937 гг.), Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.— 7. Водяницкий В. А., Успехи изучения биологии Черного моря, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.— 8. Гептнер В. Г., Двадцать лет работы в области систематики и географического распространения млекопитающих СССР, Зоологический журнал, XVI, 1937.— 9. Горбунов Г. П., Гидробиологические исследования в северных морях СССР за 20 лет, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.— 10. Гурьянова Е. Ф. и Линдберг Г. У., Успехи советских гидробиологических исследований в дальне-восточных морях, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.— 11. Двадцать лет советского естествознания, Природа, № 10, 1937.— 12. Дементьев Г. П., Двадцать лет орнитологических работ в СССР, Зоологический журнал, XVI, 1937.— 13. Дементьев Г. П., 20 лет работы московских орнитологов (обзор), Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., т. 46 (6), 1937.— 14. Догель В., Полянский Ю. и Стрелков А., Советская протистология за двадцать лет (1917—1937), Успехи совр. биол., т. 8, вып. 1, 1938.— 15. Жадин В. И., Успехи гидробиологического изучения рек СССР, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.— 16. Зенкевич Л. А., Успехи изучения морской фауны СССР за двадцать лет, Зоологический журнал, XVI, вып. 5, 1937.— 17. Зернов С. А., Коренные и пришлые элементы фауны СССР и прилегающих морей, в кн. «Математика и естествознание в СССР», М.— Л., 1938.— 18. Калабухов Н. И., Итоги исследований по экологии вредных грызунов в СССР за двадцать лет, Зоологический журнал, XVI, 1937.— 19. Калабухов Н. И., Основные закономерности динамики популяций млекопитающих и птиц, Успехи совр. биол., т. 7, вып. 3, 1937.— 20. Кашкаров Д. Н., Советская зооэкология, ее состояние, успехи за 20 лет и перспективы развития, Природа, № 10, 1937.— 21. Книпович Н. М., Гидробиологическое изучение Каспийского моря, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.— 22. Комаров В. Л., Академия Наук к XVIII съезду ВКП(б), Вестн. АН СССР, № 2—3, 1939.— 23. Кузнецов Н. Я., Обзор работ по энтомологии теоретической и прикладной, произведенных в Союзе ССР за двадцатилетие с 1917 г включительно, Изв. Высших курсов прикл. зоол. и фито-

патол., вып. 12, 1941.— 24. Кулагин Н. М., Обзор главнейших работ по энтомологии в последние двадцать лет, Зоологический журнал, XVI, 1937.— 25. Ласточкин Д. А., Гидробиологическая наука в области изучения бентоса озер и озерной классификации за двадцать лет, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.— 26. Линдберг Г. У., Успехи ихтиологии за 20 лет, Природа, № 10, 1937.— 27. Матвеев Б. С., Двадцать лет исследования по морфологии позвоночных животных в СССР, Зоологический журнал, XVI, 1937.—28. Московский государственный зоологический музей к XX-летней годовщине Великой Октябрьской революции, Сб. Гос. зоол. музея МГУ, IV, 1937.—29. Муравейский С. Д., Двадцать лет советской гидробиологии, Зоологический журнал, XVI, 1937.—30. Павловский Е. Н., Важнейшие достижения советской паразитологии по протозоологии и гельминтологии за 20 лет, Природа, № 11, 1937.—31. Павловский Е. Н., Важнейшие задачи советской паразитологии, Вестн. АН СССР, № 2—3, 1939.—32. Павловский Е. Н., Достижения в области изучения эктопаразитов и переносчиков инфекций за двадцать лет, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.—33. Павловский Е. Н., Паразитология за двадцать лет послеоктябрьской эпохи, в кн. «Математика и естествознание в СССР», М.— Л., 1938.—34. Римский-Корсаков М. Н., Достижения за 20 лет в области энтомологии, Природа, № 10, 1937.—35. Рылов В. М., Исследования зоопланктона континентальных вод СССР за двадцать лет после Октябрьской революции (1917—1937 гг.), Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.—36. Скрябин К. И., Советская гельминтологическая наука, Вестн. АН СССР, № 2—3, 1939.—37. Скрябин К. И., Советская гельминтология, Сов. ветеринария, № 11—12, 1937.—38. Тугаринов А. Я., Успехи советской орнитологии, Природа, № 10, 1937.—39. Федотов Л. И., Основные достижения в области морфологии беспозвоночных в СССР, Успехи совр. биол., т. 7, вып. 3, 1937.—40. Формозов А. Н., Краткий обзор работ по экологии птиц и млекопитающих за двадцатилетие, Зоологический журнал, XVI, 1937.—41. Штегман Б. К., Советская орнитология за двадцать лет, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.

К двадцатипятилетию Великой Октябрьской социалистической революции

1. Беклемишев В. Н. Итоги изучения членистоногих — переносчиков болезней за 25 лет, Мед. паразитология, т. 11, вып. 6, 1942.— 2. Берг Л. С. и Световидов А. Н., Рыбы, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.—3. Благовещенский Д. И., Паукообразные, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет». М.— Л., 1945.— 4. Вермель Е. М., Успехи гистологии в СССР за 25 лет (1917—1942), Зоологический журнал, т. XXI, вып. 6, 1942.— 5. Виноградов Б. С., Млекопитающие, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.— 6. Догель В. А., Губки и кишечнополостные, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.—7. Догель В. А., Простейшие, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.—8. Дьяконов А. М., Иглокожие, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.— 9. Жадин В. И., Изучение пресноводной фауны СССР, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.— 10. Жадин В. И., Моллюски, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.—11. Жадин В. И., Ракообразные, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.— 12. Житков Б. М., Научные и практические успехи пушного дела за 25 лет советской власти, Зоологический журнал, т. XXI, вып. 6, 1942.— 13. Ливанов Н. А., Непаразитические черви, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.— 14. Матвеев Б. С., Развитие зоологических наук в СССР за 25 лет (1917—1942), Зоологический журнал, т. XXI, вып. 6, 1942.— 15. Мошковский Ш. Д., Основные этапы развития медицинской протозоологии в СССР за 25 лет советской власти, Мед. паразитология, т. 11, вып. 6, 1942.— 16. Павловский Е. Н., 25-летний опыт подготовки специалистов-паразитологов, Природа, № 6, 1946.— 17. Павловский Е. Н., Успехи медицинской зоологии к XXV-летию Октября, Зоологический журнал, т. XXI, вып. 6, 1942.— 18. Павловский Е. Н. и Быховская И. Е., Паразитические черви, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945. — 19. Скрябин К. И., Основные достижения советской гельминтологии, в кн. «Строительство советской гельминтологии», М.— Л., 1946.— 20. Скрябин К. И., Строительство гельминтологического дела в СССР, в кн. «Строительство советской гельминтологии», М.— Л., 1946.— 21. Тугаринов А. Я., Птицы, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.— 22. Формозов А. Н., Изучение колебаний численности промысловых животных и организация «прогнозов урожая» в охотничьем хозяйстве СССР за период 1917—1942 гг., Зоологический журнал, т. XXI, вып. 6, 1942.—23. Чернов С. А., Пресмыкающиеся и земноводные, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.— 24. Штакельберг А. А., Насекомые, в кн. «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет», М.— Л., 1945.

Литература, посвященная Зоологическому институту Академии Наук СССР

1. Бялыницкий-Бируля А. А., Зоологический музей Академии Наук, Природа, № 7—9, 1925.—2. Зернов С. А., Зоологический институт Академии Наук за период 1931—1936 гг., Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.—3. Зоологический институт Академии Наук СССР, в кн. «Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук Академии Наук СССР за 1940 г.», М.— Л., 1941.—4. Зоологический институт, в кн. «Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук Академии Наук СССР за 1941—1943 гг.», М.— Л., 1945.—5. Зоологический институт, в кн. «Рефераты научно-исследовательских работ за 1944 г., Отделение биологических наук», М.— Л., 1945.—6. Зоологический институт, в кн. «220 лет Академии Наук СССР», справочная книга, М.— Л., 1945.—7. Зоология, в кн. «Очерки по истории Академии Наук СССР, Биологические науки», М.— Л., 1945.— 8. Отчетная сессия Зоологического института Академии Наук СССР 10—11 апреля 1945 г., тезисы докладов, Сталинабад, 1945.—9. Павловский Е. Н., Экспедиционные работы Зоологического института Академии Наук СССР в 1931—1936 гг., Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1937.— 10. Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г., Отделение биологических наук, М.— Л., 1947.— 11. Тезисы докладов Совещания по зоологическим проблемам 2—4 декабря 1936 г., Зоологический институт, изд. АН СССР, 1936.—12. Труды Фаунистической конференции Зоологического института 3—8 февраля 1932 г., изд. АН СССР, 1933.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 5

РОЛЬ ЭМБРИОЛОГИИ В ИЗУЧЕНИИ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ЭВОЛЮЦИИ

Б. С. МАТВЕЕВ

Институт эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова Академии Наук СССР и Институт зоологии Московского государственного университета

Проблема эмбриологии и эволюции является такой же старой проблемой, как само учение о природе, ибо тайна возникновения как жизни отдельного организма, так и жизни на земле вообще интересовала человека начиная с первых этапов человеческой культуры. В то же время с таким же правом мы можем назвать эту проблему наиболее животрепещущей и сейчас; только овладевши управлением развития отдельного организма, только познавши движущие факторы преобразования отдельного организма, человек научится управлять природой. Этому учил нас наш самобытный преобразователь природы И. В. Мичурин: «Мы не можем ждать милостей от природы, взять их у нее — наша задача».

Если обратиться к истории биологии, то мы увидим, что эмбриологические данные служили отправными пунктами для установления общих закономерностей эволюционного развития. Еще в 1651 г. Вильям Гарвей своим знаменитым изречением «Все живое развивается из яйца» установил единство процессов развития всех живых существ на земле. Этот закон Гарвея был позднее использован эволюционистами для обоснования единства происхождения жизни на земле.

В теории эпигенеза К. Вольф в 1759 г. также дал основание для эволюционных представлений о той же последовательности в историческом развитии от простого к сложному, как это наблюдается в развитии зародыша. Отсюда родилась теория параллелизма между стадиями развития зародыша и ступенями лестницы природы Кильмейера, Оуэна и И. Меккеля. Яркую пропаганду за эмбриологический метод исследования вел также К. Бэр. Он писал: «История развития есть истинный светоч при изучении органических тел. При каждом шаге вперед в этом направлении она находит себе применение, и все представления, которые мы имеем о взаимном отношении органических тел, должны испытывать на себе влияние нашего знакомства с историей развития» (1828).

Правда, К. Бэр был противник идеи параллелизма стадий индивидуального развития с рядами взрослых форм от низших систематических групп к высшим. Установленные им законы зародышевого сходства и порядок развития систематических признаков от общих к частным (так называемые законы Бэра) были выставлены им как доказательства постоянства типов строения против идеи эволюционного развития. Однако Ч. Дарвин и Ф. Мюллер, а в дальнейшем А. Н. Северцов (1927, 1931, 1939) и Б. С. Матвеев (1936, 1940) использовали законы Бэра для обоснования процесса расхождения признаков при видообразовании.

Интересно отметить, что в этот доэволюционный период развития эмбриологии большинство передовых идей было высказано учеными,

работавшими в России, в петербургской Академии Наук (Х. Пандер, К. Вольф, К. Бэр), а не в Западной Европе. Таким образом, наша родина испокон веков являлась носительницею передовых идей в эмбриологии.

При установлении теории эволюции сам Дарвин придавал эмбриологии большое значение. Он говорил, что «развитие и эмбриология — это один из наиболее важных разделов во всей естественной истории». Однако Дарвин не сумел достаточно выделить свои замечательно интересные заключения о закономерностях индивидуального развития и их роли в эволюции; они остались у него разбросанными в различных местах, что он сам отмечает в своей автобиографии. В дальнейшем развитии дарвинизма разработка эмбриологических доказательств эволюции связывается с именами Ф. Мюллера и Э. Геккеля, с основным биогенетическим законом. Имя Дарвина часто даже не упоминается, что глубоко несправедливо. Как мы увидим ниже, современные проблемы эволюционной эмбриологии своими корнями зиждутся на теории Дарвина и являются разработкой законов развития, установленных самим Дарвином.

Представления Дарвина о роли эмбриологических данных в процессе эволюции могут быть сведены в следующие пять теоретических положений: 1) Закон эмбрионального сходства и дивергентного развития. «Разные части одной и той же особи, вполне сходные в раннем эмбриональном периоде, становятся различными и служат для совершенно различных целей во взрослом состоянии («Происхождение видов», гл. XIV). 2) Закон изменяемости хода развития и наследственной передачи в соответствующем возрасте. «Несомненно большая часть изменений зависит от ранних перемен, и можно предположить, что в какое бы время жизни зародыша ни произошло изменение, оно будет проявляться в тот же период» («Очерк, 1842»). 3) Закон повторяемости в строении зародышей отдельных черт вымерших предков. «Зародыши ныне существующих позвоночных отражают строение некоторых взрослых форм из большого класса существовавших в ранние периоды истории земли» («Очерк, 1844»). 4) Закон изменяемости на всех стадиях индивидуальной жизни организма и закрепление изменений в потомстве естественным отбором. «Естественный отбор на основании начала унаследования качеств в соответствующем возрасте может изменить яйцо, семя или молодой организм так же легко, как и организм взрослый» («Происхождение видов», гл. IV). 5) Закон о самостоятельной эволюции приспособлений на разных стадиях развития в зависимости от условия существования жизни зародыша или личинки. «Если эмбриональная форма должна сама отыскивать себе свою пищу, то ее строение и приспособления будут столь же важны для вида, как строение и приспособление взрослых животных...» «Отбор в течение последующих веков продолжает приспособлять родителей к некоторой одной цели, а личинок совершенно к другой» («Очерк, 1844»).

Весьма важно отметить, как это видно из приведенных цитат, что большинство этих важнейших закономерностей, связывающих эмбриологию с эволюцией, было сформулировано Дарвином еще в «Очерках» 1842 и 1844 гг., т. е. задолго до Ф. Мюллера и Э. Геккеля, в то время как принято считать основателем эмбриологического метода в эволюции Геккеля.

После появления в свет учения Дарвина, наиболее яркое обоснование оно нашло в замечательных эмбриологических исследованиях славной плеяды наших русских эволюционных эмбриологов — А. О. Кова-

левского, И. И. Мечникова, В. Заленского и их многочисленных учеников и последователей. Установленное ими сходство процессов эмбрионального развития у разных типов животного мира явилось неопровержимым доказательством родства типов животных и их происхождения от общего предка. Недавно вышедшие в свет исследования В. А. Догеля (1946) и А. Д. Некрасова (1946) о научной деятельности А. О. Ковалевского чрезвычайно ярко показали его роль в мировой науке. А. Д. Некрасов пишет: «Мы имеем в истории эмбриологии почти десятилетний период (1864—1874) до теоретико-эмбриологических работ Геккеля, период, который мы смело можем назвать периодом Ковалевского, когда открытые им факты по истории развития почти всех групп беспозвоночных, методы исследования эмбриологического материала от яйцеклетки до взрослого организма и его обобщения, как бы осторожно они ни были высказаны, составили эпоху в эмбриологии».

Однако все внимание первых русских эмбриологов было обращено на эмбриологические доказательства единства происхождения типов животного царства, а не на разработку самих закономерностей индивидуального развития. Первая фактическая разработка идей Дарвина о роли эмбриологии в эволюции принадлежит Ф. Мюллеру.

Ф. Мюллер в своей книге «За Дарвина» (1864) в полном объеме воспринял и развил идеи Дарвина о роли эмбриологии в эволюции. Э. Геккель в своем основном биогенетическом законе отразил лишь одно — третье из перечисленных выше положений Дарвина о роли эмбриологических фактов в изучении эволюции, а именно явление повторяемости в развитии зародышей вымерших черт предка, которое он взял не у Дарвина, а у Мюллера.

Однако все же геккелевский филогенетический этап в истории эволюционной эмбриологии привел ее вскоре в методологический тупик. Постепенно нарастала критика эволюционного направления в эмбриологии, а в Западной Европе и Америке оно заменяется каузально-аналитическим направлением Леба, Дриша и Ру.

Экспериментальное направление в эмбриологии школы Шпемана (в Германии), Ж. Леба, Р. Лилли и Чайльда (в Америке), Браше (в Бельгии) и новое направление химической эмбриологии Нидгема и Уодингтона (в Англии) отвлекло интересы западноевропейских и американских эмбриологов от вопросов эволюции.

В новейших сводках проблем эволюции Дж. Гексли (1944) раздел эмбриологии и эволюции совершенно отсутствует, несмотря на славные традиции английских эмбриологов (Бальфура, Маршаля, Рей-Ланкестера, Гудрича, де Беера). Этот отрыв эмбриологии от проблем эволюции привел к широкому развитию идеалистических теорий развития. Лишь в последние годы в зарубежной науке снова возродился интерес к вопросам эволюционных обобщений эмбриологических фактов. Это возрождение интереса к вопросам эволюционной эмбриологии связано с тем, что в нашей стране, где впервые возникло эволюционное направление в эмбриологии (А. О. Ковалевский, И. И. Мечников), несмотря на отход от него в зарубежных странах, оно продолжало самостоятельно развиваться и итти вперед.

Эволюционная морфология была первой наукой, поставившей своею задачей установление морфологических закономерностей эволюции; постепенно к этому направлению примкнули и другие науки. В настоящее время мы можем говорить об эволюционной физиологии (Орбели, Коштоянц, Анохин, Аршавский), эволюционной механике развития (Шмальгаузен, Филатов), эволюционной гистологии (Заварзин, Румянцев, Хлопин), эволюционной морфологии растений (Тахтаджян). Среди биологических наук растет потребность в синтезе, в объединении морфологи-

ческих, физиологических, экологических и биохимических данных в одно целое.

Это объединение прежде всего коснулось понимания взаимоотношений индивидуального и исторического развития. В настоящее время общепризнанным является понимание филогенеза как исторического ряда изменяющихся и отобранных онтогенезов.

В связи с этим решение основных проблем эволюционного учения — изменчивости, наследственности и приспособляемости — все более нуждается в познании закономерностей индивидуального развития. Именно в индивидуальном развитии, при взаимоотношении развивающихся организмов с окружающей средой происходят возникновение и отбор тех черт организации, которые отвечают условиям выживания наиболее приспособленных в борьбе за жизнь.

Подводя итоги к тридцатилетию Великой Октябрьской социалистической революции наших достижений в различных областях науки, мы ставим своей задачей в настоящей статье дать краткий обзор наших исследований в области эволюционной эмбриологии.

Одним из основных затруднений, возникающих при приложении биогенетического закона Геккеля к толкованию эмбриологических процессов, была изменяемость хода эмбрионального развития. При широком развитии эмбриологического метода постепенно накопилось много данных, не укладывающихся в геккелевское представление о том, что признаки возникают у взрослых форм и передвигаются постепенно в эмбриональные стадии. Эти противоречия в трудах зарубежных эмбриологов служили им лишь материалом для критики биогенетического закона Геккеля и эволюционного направления в эмбриологии. Только А. Н. Северцов (1910, 1912, 1927, 1931—1935) в теории филэмбриогенеза восстановил дарвиновское представление о значении эмбриональных изменений течения онтогенеза в эволюции. Интересно отметить, что, как указывает сам А. Н. Северцов (1934—1935), он пришел к установлению этой важной закономерности совершенно независимо от Дарвина и Мюллера. А. Н. Северцов сравнивает судьбу теории филэмбриогенеза с судьбой закона Менделя и говорит о переоткрытии им забытой в течение 40 лет с лишним, теории Ф. Мюллера. Однако имя Дарвина А. Н. Северцов и здесь не упоминает и всю честь открытия приписывает Ф. Мюллеру. Как мы видели выше из приведенных цитат Дарвина, еще в «Очерках» 1842 и 1844 гг., т. е. за 20 лет до Ф. Мюллера, он совершенно четко указывал на значение изменения хода индивидуального развития на процесс эволюции. Северцов ошибочно приписывает Дарвину взгляд Геккеля, изложенный им в основном биогенетическом законе.

Даже на родине Дарвина, в Англии, высказываний Дарвина об эмбриологии не знают. Так например, крупнейший английский эмбриолог де Беер в специальной книге «Эмбриология и эволюция» в 1930 г. и в специальной статье на ту же тему в 1938 имени Дарвина не упоминает, а всю проблему эволюции и эмбриологии связывает с именем Геккеля.

Теория филэмбриогенеза, впервые высказанная в речи А. Н. Северцова «Эмбриология и эволюция» в 1910 г. и далее развитая в «Этюдах по теории эволюции» (1912), была напечатана на русском языке и оставалась неизвестной на западе до 1927 г., когда она была разработана на новом материале в работе «О соотношении онтогенеза и филогенеза» (1927). Очень многие авторы [Седжвик (Sedgwick, 1894, 1909), Иеккель (Jeckel, 1902), Перье и Гравье (Perie et Gravie, 1902), Вейсман (Weissmann, 1904), Бехер (Becher, 1909), Файт (Veit, 1911, 1920), Гарстэнг (Garstang, 1922)] упоминали, что эмбриональные изменения хода развития оказывают влияние на филогенетическое изменение органов, но эти

высказывания использовались лишь для критики биогенетического закона. Лишь Гарстэнг дал свою формулировку соотношения онтогенеза и филогенеза — «Онтогенез не повторяет филогенез, а творит его»,— обратную биогенетическому закону Геккеля.

Только в 1927 г. одновременно с работою А. Н. Северцова о взаимоотношении онтогенеза и филогенеза появилась работа В. Франца о биометаболических способах развития (1927), где он использовал способы отклонений (девиаций) Ф. Мюллера.

Дальнейшая разработка эмбриологических основ эволюционного процесса принадлежит советским эволюционным морфологам школы А. Н. Северцова. В 1928 г. В. В. Васнецов применил теорию филэмбриогенеза к фактам, описанным ранее как предварение признаков (А. П. Павлов, Л. С. Берг), и дал этому явлению дарвинистическое объяснение, как процессу выпадения у потомков конечных этапов морфогенеза органов. В 1929 г. Б. С. Матвеев установил новое понятие «вторичной рекапитуляции», т. е. возврата утраченных онтогенетических стадий, и выделил в особую группу «функциональных рекапитуляций» явления удержания предковых черт в онтогенезе потомка, вследствие выполнения зародышевыми органами активных функций в условиях личиночного образа жизни. В 1930 г. Матвеев на примере эволюции кожных покровов позвоночных животных (1930—1932) разработал целую систему способов эволюционных изменений хода онтогенеза (филэмбриогенезов) (Доклад на IV съезде зоологов, анатомов и гистологов в Киеве). Два способа изменения А. Н. Северцова (архаллаксис и анаболия). Матвеев дополнил еще четырьмя способами, расположивши их в порядке изменения хода онтогенеза от конечных этапов морфогенеза органа к самым начальным изменениям первичных зачатков; три из них (анаболия, девиация и архаллаксис) встречаются при прогрессивных преобразованиях организма потомков, а три (абревиация, акцелерация и выпадение начальных зачатков) — при регрессивных. А. Н. Северцов все эти способы филогенетических преобразований хода онтогенеза включил в книгу «Морфологические закономерности эволюции» (1931) под наименованием положительных и отрицательных филэмбриогенезов, и теория филэмбриогенеза получила свое полное оформление. Одновременно с этим А. Н. Северцов в специальных очерках о теории редукции (1931) переработал вопрос о путях регрессивной эволюции органов и установил особые направления изменения хода онтогенеза при редукции (рудиментация и афанизия). Закономерности регрессивной эволюции в дальнейшем более полно были разработаны на новом материале по развитию насекомых, самки которых имеют редуцированные крылья, Д. М. Федотовым (1939, 1940, 1944, 1945) и И. И. Ежиковым (1940, 1941), а также и С. М. Юзбашьян (на пещерных креветках) (1941, 1947). Им удалось установить, что помимо двух типов редукции, описанных Северцовым, регрессивная эволюция органов протекает разными путями изменения хода морфогенеза органов в индивидуальном развитии. И. И. Шмальгаузен (1938, 1939) при разработке системы корреляции, объединяя данные морфологии, механики развития и генетики, считает возможным дать рациональное материалистическое объяснение для такого трудного для дарвиниста вопроса как редукция органов вследствие неупотребления. При развитии происходит нарушение морфогенетических корреляций; это нарушение обычно проявляется в сдвигах во времени наступления морфогенетических реакций (ускорение или замедление), что приводит к нарушению формообразовательных процессов. Выпадение функции при неупотреблении также ведет к недоразвитию органа, так как разрушаются функциональные (эргонтические) корреляции. Теми же процессами выпадения конечных этапов морфогенеза А. М. Сергеев (1935) объясняет явления возврата утрачен-

ных признаков. На примере выпадения срастания костей в цевке пингвина он дает дарвинистическое объяснение явлению, которое толковалось как обратимость эволюции. Наконец, Матвеев, Боголюбский и Шмальгаузен на разном материале одновременно (1934) выдвинули особый случай редукции органов, когда происходит заимствование материала одним органом у другого (пример Матвеева — недоразвитие боковых пальцев у парнокопытных млекопитающих). Особый случай изменения хода онтогенеза происходит при последовательной смене генераций одноименных органов, как это имеет место при последовательной смене зубов у мальков карповых рыб (В. В. Васнецов, 1939; А. Белогуров, 1940) или у взрослых оленей при смене рогов (А. Н. Северцов, 1935). Здесь в каждой новой генерации органов происходит все более нарастающая дифференцировка.

Особенно большую роль в изменении хода морфогенеза органов играют ускорение и замедление в развитии, так называемые сдвиги во времени — гетерохронии. Этот вопрос был поднят Менертом еще в 1898 г., но он дал явлениям ускорения и замедления чисто ламаркистское толкование, считая их следствием упражнения или неупражнения органов. В 1930 г. этот вопрос снова был поднят де Беером. Проблема роли сдвигов в развитии в процессе эволюции также разрабатывалась советскими морфологами. И. И. Шмальгаузен (1935, 1938), как было указано выше, придает большое значение сдвигам во времени морфогенетических реакций и на них строит свою систему индивидуальных корреляций (1935, 1938, 1942). Б. С. Матвеев изучал роль сдвигов при развитии личиночных приспособлений у рыб (1936—1940) и в эволюционных преобразованиях чешуй в коже рыб (1940—1946), С. В. Емельянов — при развитии плавников костистых рыб (1941—1946), Н. Н. Дислер (1941) — в развитии кожных органов чувств у рыб. Установлена непосредственная связь происхождения этих сдвигов с новой функцией органа у зародыша или личинки при приспособлении их к иному образу жизни, чем у взрослых форм. Отсюда возникла необходимость изучения адаптивной эволюции эмбриональных приспособлений.

Важным подтверждением понимания филогенеза как совокупности исторического ряда измененных онтогенезов явилось изучение исторических рядов онтогенезов, выполненное советскими палеонтологами. А. А. Борисяк в книге «Основные проблемы эволюционной палеонтологии» (1947), подводя итоги новейших исследований палеонтологических рядов онтогенезов аммонитов и кораллов, где особи несут на себе все стадии своего развития, указывает, что они вносят ценный вклад в проблему соотношения онтогенеза и филогенеза. Палеонтологические ряды онтогенезов аммонитов и кораллов показывают, что «переход от одного семейства к другому происходит с резким нарушением непрерывности, скачкообразно» (Руженцев, 1947). При изменении конечных этапов онтогенезов по типу надставок происходит одновременно изменение всего ряда стадий с самого начала, уплотнение онтогенеза — тахигенез. Палеонтологические ряды онтогенезов показывают направленность развития, но направленность не ортогенетическую, а ортоселекционную. А. А. Борисяк подчеркивает, что доказательство скачкообразности появления новых признаков при видообразовании является достижением онтогенетических исследований палеонтологов.

Блестящим подтверждением теории филэмбриогенеза явилось применение ее в ботанике. В Академии Наук Армянской ССР А. Тахтаджян в последние годы начал разрабатывать морфологические закономерности эволюции растений (1943, 1947). Явления рекапитуляции в геккелевском понимании встречаются у растений сравнительно редко (Козо-Полянский, 1940). Сопоставлением данных эмбрионального развития с

палеонтологическими рядами Тахтаджян блестяще показал, что эволюция главных ветвей растительного мира совершается путем отклонения хода онтогенеза на ранних стадиях развития по типу пэдоморфоза. Дифференцировка органов в пределах одного растения также дает прекрасные примеры эволюции путем эмбриональных отклонений. Особый интерес представляет разработка Тахтаджяном явления, названного Джефри ретенцией, очень распространенного у растений. В отличие от рекапитуляции, ретенцией названо явление повторения предковых стадий в развитии, сохраняющихся во взрослом состоянии в виде ярусной рекапитуляции. При рекапитуляции у животных в классическом ее понимании признаки предка, развитые у зародыша, у взрослого не сохраняются, а заменяются дефинитивным строением органа.

Так, постепенно за последние 20 лет в Советском Союзе была разработана новая глава учения об изменчивости — глава о путях изменения хода онтогенеза при прогрессивной и регрессивной эволюции органов.

Однако в теории филэмбриогенеза были разработаны лишь пути изменения черт организма взрослых животных. При сравнительном изучении эмбрионального развития близких систематических групп постепенно накопился громадный материал о разных путях эволюции приспособительных особенностей на личиночных и эмбриональных фазах развития. Отсюда внимание эволюционных эмбриологов направилось на разработку новой проблемы эволюции онтогенеза, т. е. эволюции адаптаций на разных этапах индивидуальной жизни организмов. А. Н. Северцов еще в 1912 г. в «Этюдах по теории эволюции» в главе «Эволюция ценогенезов в истинном значении этого слова» дал первую попытку анализа их возникновения и происхождения. Ценогенезами в истинном значении слова он называл эмбриональные приспособления, относящиеся к типу регулирующихся, т. е. исчезающих у взрослых животных эмбриональных вариаций, причем отмечал, что некоторые из этих вариаций появляются еще до оплодотворения в материнском организме. По классификации А. Н. Северцова, одни из этих приспособлений относятся к типу провизорных органов, которые никогда не были функционирующими органами взрослых предков, другие — к органам, которые у предка функционировали.

Однако эта глава А. Н. Северцова была забыта, и лишь за последние 20 лет внимание советских эмбриологов вернулось к вопросу об эволюции эмбриональных приспособлений.

Сохраняя традиции Ковалевского и Мечникова, многие ученые продолжали изучение эмбрионального развития разных типов беспозвоночных животных (школы В. М. Шимкевича, Н. Ю. Зографа, Э. Мейера) и дали ряд важных обобщений по эволюции эмбриональных приспособлений. Г. А. Шмидт (1917—1936) установил три типа развития червей (трохофорный, неличиночный и несвободный личиночный). И. И. Ежиков (1933—1939) выделил из метаморфоза особый тип приспособительной эволюции онтогенезов, названный им «скрытым развитием» (криптометаболией). А. С. Мончадский (1937) и В. Н. Беклемишев (1944) при изучении экологии комаров разобрали пути дивергентной эволюции личинок комаров, А. А. Захваткин (1939—1947) — зерновых клещей, а сотрудники Е. Н. Павловского и К. И. Скрябина — клещей эктопаразитов.

Другое филогенетическое направление эмбриологических работ дало интересные данные по происхождению групп животных от личиночных фаз: П. П. Иванов — для филогенеза многоножек (1923, 1928) и мечехвостов (1933—1944), Д. М. Федотов — для филогенеза иглокожих (1927) и мизостомид (1927—1937), Г. А. Шмидт — для немертин.

Это направление эмбриологических работ развивалось также и на западе. Целый ряд исследователей указывает, что эволюция многих групп животных возникает путем эволюции в разных направлениях личиночных фаз онтогенеза. Английский эмбриолог Гарстэнг (1922) выдвинул особую теорию пэдоморфоза, в дальнейшем развиваемую де Беером (1930—1938) и поддерживаемую Гудричем. На основании теории пэдоморфоза построена трохофорная теория происхождения различных типов беспозвоночных животных (Дельсман и др.), а также теория происхождения хордовых от личиночных форм иглокожих.

Важным этапом в изучении эволюции эмбриональных приспособлений у позвоночных животных явился введенный С. Г. Крыжановским метод изучения эмбрионального развития на живых объектах, который позволил ему вскрыть ряд интересных закономерностей в эволюции личиночных органов дыхания у рыб (1933, 1934). В связи с различными условиями кислородного режима у личинок рыб встречается сложная система компенсаторных органов дыхания (в виде сети кровеносных сосудов в плавниках и оперкулярной жабре), занимающих функцию жабр до начала их функционирования.

Эти работы положили основание особому направлению в эмбриологии, названному С. Г. Крыжановским «экологической эмбриологией», основывающемуся на изучении развития живых объектов в естественных условиях существования. С. Г. Крыжановским вместе с группой его учеников предпринято в широком масштабе сравнительное изучение развития рыб нашей пресноводной ихтиофауны, давшее ряд ценных данных по выяснению генетических взаимоотношений рыб на основании биологии их развития. В своих теоретических взглядах С. Г. Крыжановский ушел в сторону от взглядов своего учителя А. Н. Северцова. Еще в работе 1939 г. «Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития» он пытался опровергнуть теорию филэмбриогенеза А. Н. Северцова и взамен ее предлагал свою теорию исторического гетерогенезиса. Эта теория не нашла широкого признания ни в Советском Союзе, ни за границей, и большинство морфологов попрежнему пользуется в своих исследованиях понятиями, введенными в эволюционную эмбриологию А. Н. Северцовым. Однако мысль Крыжановского, что при эволюционном изменении онтогенеза происходит вытеснение одних стадий или фаз развития другими, представляет большой интерес. Крыжановский различает вытеснение гетерогенное и вытеснение автогенное. «В первом случае создаются новые фазы или комплексы фаз (в начале, в середине или в конце онтогенеза), которые вытесняют большее или меньшее количество старых фаз и изменяют их длительность... Во втором случае одни старые фазы вытесняются другими существующими (а не вновь созданными) фазами». Иначе говоря, Крыжановский здесь развивает мысль, разделяемую также и Ежиковым, что при изменении онтогенеза изменяются не отдельные стадии, а перестраивается весь онтогенез.

Экологическое направление, введенное в эмбриологию Крыжановским, в то же время получило широкое развитие среди эволюционных эмбриологов. Это экологическое направление характеризуется тем, что изучение закономерностей индивидуального развития, проводимое в лаборатории на фиксированном материале, выведено в естественные условия существования на живых объектах с учетом специфики образа жизни отдельных стадий развития.

Б. С. Матвеев (1936, 1937, 1940) предпринял изучение приспособлений к пелагическому и донному развитию у черноморских морских рыб, давшее ему возможность разобрать ряд закономерностей эволюции онтогенеза. Во-первых, им была разработана система эмбриональных приспособлений. Все приспособления к зародышевому

развитию он разделил на две группы: овоадаптации — яйцевые оболочки, качество и количество желтка, различные формы кладки и другие приспособления, образующиеся в материнском организме, и эмбриоадаптации — зародышевые и личиночные приспособления, вырабатываемые естественным отбором у дочерних организмов в их приспособительной эволюции. Во-вторых, впервые на позвоночных животных, на материале по развитию костистых рыб, разобран процесс расхождения и схождения признаков, т. е. дивергентного развития, описанного Ф. Мюллером на ракообразных. Овоадаптации и эмбриоадаптации у икринок и личинок костистых рыб в течение онтогенеза дают интересные примеры расхождения и схождения адаптаций близких систематических групп (1936, 1940). В случае, если развитие признаков взрослых форм идет по типу последовательных надставок, то развитие систематических признаков подчиняется закону К. Бэра в трактовке его Северцовым (1927), т. е. признаки специальные развиваются позже общих, обусловливая явление зародышевого сходства.

Б. С. Матвеев так определяет пути изучения эволюции онтогенеза: «Эволюцию онтогенеза и закономерности, им управляющие, наиболее целесообразно изучать, пользуясь сравнительным изучением онтогенеза близких форм в связи с различными условиями среды, или, наоборот, изучать онтогенез различных форм в связи с развитием в одинаковых условиях среды, обращая внимание на специфичность отдельных стадий, слагающих онтогенез во всем его целом» («Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза», 1937).

Эволюция эмбриональных приспособлений к наземному развитию у высших позвоночных животных детально разобрана в монографии А. М. Сергеева (1943) на большом сравнительноэмбриологическом материале по амфибиям и рептилиям; прослежены эволюционное развитие яйцевых оболочек яиц, откладываемых на сушу, и вся серия зародышевых приспособлений, характеризующих эмбриональное развитие высших позвоночных, объединяемых в группу амниот. Птенцовым приспособлениям у птиц посвящены работы Познанина (1939—1946) и Банникова (1939—1942), филогенетическому развитию скорлупы — Садова (1940), приспособлениям к лактации у млекопитающих — Матвеева (1942).

Проблема эволюции этапов развития разработана В. В. Васнецовым и группой его учеников. Они предприняли комплексное изучение развития карповых рыб, давшее возможность Васнецову (1941—1947) на большом конкретном материале разобрать закономерности адаптивных особенностей отдельных фаз онтогенеза, названных Васнецовым «этапами развития». В отличие от стадий развития этапы характеризуются особыми типами связи с внешней средой, определяемыми разными способами питания и характером пищи. Каждый из установленных этапов развития рыб характеризуется своим комплексом адаптивных особенностей. Эти исследования были дополнены Н. Дислером (1936—1946), проведшим серию исследований по развитию кожных органов чувств у различных рыб. Примененный Дислером метод прижизненной окраски системы кожных органов чувств и их иннервации метиленовой синькой позволил провести детальное сопоставление разных стадий развития и выяснить биологическое значение различных рецепторов на разных этапах развития.

Сравнительное изучение разных стадий развития с учетом смены их образа жизни позволяет наблюдать интересную смену различных форм адаптиогенеза в онтогенезе, т. е. применить в эволюционной эмбриологии учение Северцова о типах филогенетических изменений органов. Матвеевым (1941) на личинках костистых рыб, а Махотиным (1941) на личинках насекомых прослежена смена различных форм дыхания и дви-

жения в онтогенезе, выясняющая взаимоотношения различных типов филогенетических изменений (интенсификация функции, расширение функции, смена функций, субституция функции и т. д.). Изучение этих преобразований формы и функции в онтогенезе позволило по-новому перестроить всю систему типов филогенетических изменений, связав их с филогенетическими корреляциями (Матвеев, 1945).

Эволюционное направление в эмбриологии рыб встречает конкретную поддержку в хозяйственных организациях. Изучение биологии рыб, проводимое эволюционными эмбриологами (В. В. Васнецов, С. Г. Крыжановский, Т. С. Расс и их ученики) совместно с ихтиологами-физиологами (Г. С. Карзинкин, С. И. Скадовский и их ученики) и специалистами по рыборазведению (Б. И. Черфас и Б. Г. Чаликов), позволяет наметить ряд практических мероприятий по увеличению рыбных запасов советских водоемов. Сравнительноэмбриологические исследования различных пород овец, проводимые С. Н. Боголюбским (1936—1941) и его учениками, встретили широкую поддержку среди практиков животноводов, и в настоящее время в Казахской Академии наук Боголюбским организовано комплексное изучение эволюционной морфологии пород домашних животных.

Таким образом, за последние 30 лет в значительной степени силами советских эволюционных эмбриологов разработаны на эмбриологическом материале две основные проблемы эволюционного учения — проблема изменчивости и проблема приспособляемости. Установлено, как и когда возникают в индивидуальном развитии эволюционные изменения и какую роль они играют в жизни организма.

Естественно возникал вопрос, каковы причины возникающих изменений? Сравнительная эмбриология не могла решить этого вопроса, здесь понадобился синтез эволюционной морфологии, экспериментальной эмбриологии и генетики. Основатель советской школы механиков развития Д. П. Филатов в конце своей жизни дал попытку разрешения данного вопроса с позиций механики развития в учении о формообразовательных аппаратах (1941, 1943). Под формообразовательными аппаратами Д. П. Филатов понимает временное взаимодействие двух частей развивающегося зародыша, из которых одна, более активная, является носителем особых веществ (ферментов, гормонов), воздействующих на другие части, их не несущие. Сравнительное экспериментальное изучение формообразовательных аппаратов (на примере взаимодействия глазного бокала и хрусталика) позволило Филатову и его ученикам разобрать изменения в интенсивности воздействия индуцирующих веществ на различных стадиях индивидуального развития и наметить пути изучения их эволюционного развития. Таким образом, Д. П. Филатов развивал новое эволюционное направление в механике развития.

Наиболее полный синтез данных эволюционной эмбриологии, механики развития и генетики для решения закономерностей индивидуального и исторического развития дан И. И. Шмальгаузеном в многочисленных теоретических статьях и серии его книг по теории эволюции: «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938, 1942), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939) и «Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора)» (1946). В этих книгах разработана система интегрирующих факторов эволюции. Книги И. И. Шмальгаузена хорошо известны советским биологам, так как в них были поставлены на разрешение столь животрепещущие вопросы, что они затронули интересы самых различных биологов.

Вопросы взаимоотношения индивидуального и исторического развития наиболее полно отражены в книге «Организм как целое» (1942). Проблема филогенетических корреляций была выдвинута А. Н. Север-

цовым еще в 1914 г. И. И. Шмальгаузен установил, что основным формообразовательным процессом в эволюционном развитии является взаимодействие дифференциации и интеграции, и поэтому в своей теории целостности организма особое внимание он обратил на явления соподчинения частей в индивидуальном развитии (индивидуальные корреляции).

Синтезируя данные, которые нам дает в настоящее время эволюционная и экспериментальная эмбриология вместе с биохимией, мы можем представить себе течение процессов в индивидуальном развитии в такой последовательности. В процессе индивидуального развития с самого начала и до самого конца происходит последовательное преобразование форм обмена веществ. Последовательность процессов индивидуального развития определяется историческим наследием, но в каждом поколении эта последовательность реализуется по-новому.

В первую очередь вступают в действие реакции различий наследственного и биохимического состава половых клеток родителей (геномные корреляции). Под воздействием факторов внешней среды в разных частях развивающегося зародыша возникают изменения процесса обмена веществ: активность процесса обмена веществ в разных частях зародыша протекает различно. Вследствие этого процессы детерминации и дифференциации в различных частях зародыша протекают неодинаково. Начинается деятельность первичных физиологических градиентов Чайльда, которые характеризуются диффузным распределением гормональных факторов. В дальнейшем развитии происходит концентрация гормональных факторов в определенных местах. Таким образом возникают морфогенные системы или формообразовательные аппараты Филатова. Изменения в степени воздействия активаторов или индукторов на соседние части, т. е. различные сдвиги во взаимодействии эмбриональных функций частей зародышей, составляющих зачатки органов, определяют изменения в формообразовательных процессах (морфогенетические корреляции). Эти функциональные сдвиги в большинстве случаев касаются времени и срока закладки органа. В других случаях изменяется место возникновения органа. В третьих — меняется активность морфогенного влияния. В некоторых случаях течение формообразовательных процессов меняется, вследствие изменения величины, объема или массы закладки органа. В результате происходит дифференциация зародыша в разнородные органы и одновременно соподчинение частей зародыша в единую целостную систему.

В дальнейшем развитии определяющая роль в процессе морфогенеза органов переходит на функциональные соотношения, т. е. на зависимость органа от исполняемой им дефинитивной функции (эргонтические корреляции Шмальгаузена). Функции — действие органа соответственно его назначению у взрослого организма — становятся факторами, определяющими окончательную дифференцировку органа (Машковцев, 1939). Здесь структуры органа определяются уже непосредственным воздействием внешних факторов среды, соответственно условиям существования развивающегося организма, а не через внутренние факторы, как в морфогенетических корреляциях.

Сравнительное изучение функциональных корреляций приводит нас к сложнейшей проблеме замены внешних факторов развития внутренними, т. е. функциональных факторов гормональными, как это было намечено В. Ру (1894) и далее разрабатывается А. Машковцевым (1939), В. Ларионовым и другими экспериментальными морфологами. Изучая роль функции в развитии морфологических структур, Машковцев устанавливает, что при историческом развитии в онтогенезах происходит постепенная замена зависимого развития независимым. В филогенезе он отмечает три этапа. На первом этапе в морфогенезе

органов главную роль играло внешнее воздействие среды, т. е. функция органов как целесообразная реакция организма в его соотношении со средой. На втором этапе морфогенная роль переходит к химическим веществам внутренней среды зародыша, т. е. к различным гормонам. На третьем филогенетическом этапе, как это имеет место у форм, где детерминация достигает крайней степени, достигается полная эмансипация морфологических процессов как от внешних функциональных, так и от химических эндогенных факторов. Развитие у таких форм протекает по типу самодифференцировки, т. е. факторы, стимулирующие развитие, находятся внутри самого органа.

Шмальгаузен говорит: «Развитие организма определяется именно постоянным взаимодействием организма со средою и взаимодействиями частей внутри организма. При рассмотрении проблемы целостности организма для нас приобретает поэтому основное значение взаимозависимость частей, определяющая согласованное их развитие. Только на этом пути материалистического анализа интегрирующих факторов развития мы видим неисчерпаемое поле для научного исследования. Только на этом пути возможен дальнейший прогресс в биологии» («Организм как целое»).

Наиболее старой и в то же время менее всего ясной в эволюционной эмбриологии является проблема рекапитуляций, затрагивающая последнюю из проблем эволюционного учения — наследственность. Несмотря на то, что эволюционные эмбриологи в своем понимании взаимоотношения индивидуального и исторического развития давно ушли от представлений биогенетического закона Геккеля, представление о рекапитуляциях сохранило геккелевскую трактовку — отражения филогенеза в онтогенезе. За годы разработки теории филэмбриогенеза подверглись изучению лишь различные формы проявлений рекапитуляций, но не само понятие, на что обратил внимание С. И. Лебедкин (1932), указывая на необходимость создания новой теории рекапитуляции. В понимании повторений в индивидуальном развитии исторических этапов развития существует большая разноголосица. Одни авторы всякое повторение в онтогенезе называют рекапитуляцией, другие отрицают рекапитуляции и признают только зародышевые сходства. Третьи разграничивают понятие зародышевого сходства и рекапитуляции (Ежиков, 1940; Шмальгаузен, 1942). Я лично примыкаю к этой точке зрения и считаю, что зародышевое сходство отражает в онтогенезе единство родства и неизменность общего течения развития у потомка по сравнению с предком, а рекапитуляции означают смену одного состояния, более древнего, новым состоянием, более поздним. Рекапитуляция является документом, отражающим в онтогенезе потомка дивергентную эволюцию в связи с изменениями в условиях существования (Матвеев, 1946). Шмальгаузен (1942) говорит, что на последовательности в развитии органов или их частей нельзя построить никакой теории рекапитуляции. По его мнению, теория рекапитуляции должна быть построена на фактах повторения известных соотношений, зависимостей. Крыжановский (1939) считает рекапитуляции «одним из основных свойств организмов. Все, что мы изучаем в организме, представляет из себя рекапитуляцию». Однако эта точка зрения не может быть признана правильной, так как даже более общее понятие наследственности является не основным свойством живой материи, а лишь следствием процесса обмена веществ, как основного свойства живого организма. Хотя проблема повторяемости есть один из вопросов наследственности, но попытки построить теорию рекапитуляции на одних только данных генетики (Броман, 1920; Холдэн, 1932; Лунц, 1935; Крушинский, 1939) нельзя считать удачными. По моему мнению (Матвеев, 1946), теорию рекапитуляции надо строить на законе Дарви-

на о наследственной передаче в соответствующем возрасте, который дает биологическое объяснение рекапитуляциям.

Подводя итоги всему вышеизложенному, мы видим, что роль эмбриологии в изучении закономерностей эволюции чрезвычайно велика. Изучение основных проблем эволюционного учения — изменчивости, естественного отбора, обусловленного борьбой за жизнь, и наследственности — у взрослых организмов дает возможность исследователю познать лишь готовые результаты этих процессов в эволюционном развитии. Изучение палеонтологического материала знакомит исследователя лишь с закономерностями прошлой истории. Только изучение закономерностей индивидуального развития позволяет исследователю проникнуть в самое становление процессов изменчивости, приспособляемости и наследственности. Первые две проблемы разработаны в эволюционной эмбриологии весьма углубленно и разносторонне, последняя проблема еще ждет своего разрешения.

Интересно отметить, как это ясно вытекает из всего вышеизложенного, что все эти проблемы нашли наиболее полное освещение в работах советских биологов за последние 30 лет. Ни в одной из западноевропейских стран, ни в Америке вопросы эволюционной эмбриологии не подверглись столь планомерному и углубленному изучению, как в Советском Союзе. Как было указано выше, в додарвиновский период наиболее передовые германские деятели эмбриологии бо́льшую часть своих научных работ провели в России. Первыми эволюционными эмбриологами после Дарвина были русские исследователи. Мы с гордостью можем констатировать, что в советский период жизни нашей родины проблема эволюционной эмбриологии наиболее полно разработана в Советском Союзе.

Литература

В списке приводится главным образом литература за последние годы; литература, не попавшая в указатель, имеется в нижеследующих сводках:

1. Лебедкин С. И., Соотношение онто- и филогенеза. II. Библиография вопроса, Изв. н.-и. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, т. XX, вып. 1, 1936.—2. Мюллер Ф. и Генкель Э., Основной биогенетический закон. (Избранные работы), ст. Ежикова И., Учение о рекапитуляции и его критика, М., 1940.—3. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, Иена, 1931, М., 1939.—4. Федотов Д. М., Основные достижения в области морфологии беспозвоночных в СССР, Усп. совр. биол., т. VII, вып. 3, 1937.—5. Шмальгаузен И. И., Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, АН СССР, М., 1938, 1942.

1. Де Беер Г. (de Beer G. R.), Embryology and evolution, Oxford, 1938.—2. Боголюбский С. Н., Проблема эволюционной морфологии домашних животных, Изв. АН СССР, сер. биол., № 2—3, 1936.—3 Борисяк А. А., Основные проблемы эволюционной палеонтологии, АН СССР, М., 1947.—4. Васнецов В. В. (Vasnetzov W.), Zur Frage über die Evolution der Brustflösse bei Knochenfischen, Anat. Anz., Bd. 66. 1928.— 5. Васнецов В. В., Эволюция глоточных зубов карповых рыб. Тр. Ин-та эвол. морф., Сб. пам. А. Н. Северцова, т. I, 1939.— 6. Васнецов В. В., Дивергенция и адаптация в онтогенезе, Зоологический журнал, т. XXV, вып. 3, 1946.—7. Васнецов В. В., Сборник работ по развитию карповых рыб, Тр. Ин-та эвол. морф. АН СССР (в печати).— 8. Гексли Д. (Huxley J.), Evolution: a modern syntesis, 1944.—9. Дарвин Ч., Собр. соч., т. III, АН СССР, 1939.—10. Дислер Н., Различные формы связи в развитии органов латеральной системы водных позвоночных с нервами, их иннервирующими, Зоологический журнал, т. XX, вып. 4—5, 1941.—11. Догель В. А., А. О. Ковалевский, АН СССР, 1946.—12. Емельянов С. В., Гетерохронии в закладке сегментарных органов, их причины и следствия, ДАН СССР, т. XXX, № 8, 1941.— 13. Матвеев Б. С., Об эволюции кожных покровов позвоночных путем эмбриональных изменений, Тр. IV Всер. съезда зоологов, анатом. и гистол., 1930.— 14. Матвеев Б. С., Об эволюции кожных покровов позвоночных путем эмбриональных изменений (к теории рекапитуляции), Зоологический журнал, т. XI, 1932.—15. Матвеев Б. С., О заимствовании материала при развитии органов, Бюлл. н.-и. ин-та зоологии МГУ, 1934.— 16. Матвеев Б. С., К вопросу о расхождении признаков в онтогенезе, Тр. Новоросс. биол. ст., т. II. 1936.— 17. Матвеев Б. С., Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза, Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 1937.—18. Матвеев Б. С., Расхождение признаков в онтогенезе костистых

рыб, Тр. Ин-та эвол. морф. АН СССР, Сб. пам. А. Н. Северцова, т. II, 1940.— 19. Матвеев Б. С., Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса, Зоологический журнал, т. XVII, 1940.—20. Матвеев Б. С., Приспособление к лактации у млекопитающих, Зоологический журнал, т. XXI, вып. 3, 1942.—21. Матвеев Б. С., О системе соотносительных изменений формы, функции и среды в эволюции животных, Зоологический журнал, т. XXIV, № 1, 1945.—22. Матвеев Б. С., Закон Дарвина о наследственной передаче в соответствующем возрасте и его роль в эволюции, Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., нов. сер., т. II, вып. 6, 1946.—23. Машковцев А. А., Морфофизиологическая закономерность в развитии позвоночных животных (роль внутренних и внешних морфогенных факторов в развитии наружных жабр эмфибий), Тр. Ин-та эвол. морф. АН СССР, Сб. пам. А. Н. Северцова, т. I, 1939.— 24. Махотин А. А., О взаимоотношениях типов филогенетических изменений органов, Тр. ин-та эвол. морф. АН СССР, Сб. пам. А. Н. Северцова, т. II, 1940.— 25. Некрасов А. Д., А. О. Ковалевский и его значение в мировой науке, Уч. зап. МГУ, Роль русской нации в развитии мировой науки и культуры, т. II, 1946.— 26. Руженцов В. К., Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойных аммонитов, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XI, вып. 3, 1940.—27. Северцов А. Н., Эмбриология и эволюция, Тр. XI съезда русск. ест. и врачей, 1910.—28. Северцов А. Н., Теория филэмбриогенеза и вопрос об эволюции многоклеточных животных, Соц. реконструкция науки, вып. 4, 1934.— 29. Северцов А. Н., Модусы филоэмбриогенеза, Зоологический журнал, т. 16, вып. 1, 1935.—30. Сергеев А. М., О необратимости эволюции, Природа, № 12, 1935.—31. Сергеев А. М., Эволюция эмбриональных приспособлений рептилий, М., 1943.— 32. Тахтаджян А. Л., Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений, Тр. Ерев. гос. ун-та, т. XXII, 1943.—33. Федотов Д. М., Современное состояние проблемы редукции органов, Усп. совр. биол., т. XIII, вып. 2, 1940.—34. Федотов Д. М., Эволюционное значение регрессивных изменений онтогенеза, Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., 49, № 3—4, 1945.—35. Филатов Д. П., Механика развития как метод изучения некоторых вопросов эволюции, Журн. общей биол., т. IV, вып. 1, 1943.— 36. Шмальгаузен И. И., Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора), АН СССР, 1946.— 37. Шмидт Г. А., Закономерности смены типов эмбриональных приспособлений, Биол. журнал, т. V, вып. 4, 1944.—38. Шмидт Г. А., Связь признаков особей смежных поколений в процессе эволюции онтогенеза, Журн. общ. биол., т. VII, № 4, 1946.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 5

ЗАКОНОМЕРНОСТИ МАССОВОГО РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

В. И. ЖАДИН

Зоологический институт Академии Наук СССР

„Я должен признаться, что пристрастен к запруженной реке... Где мельница — там и рыба. Пруд — ее притон и гульбище. Там много всякой пищи, там привольно метать икру и выводиться маленькой рыбешке".

С. Т. Аксаков, Записки об уженьи рыбы

Среди биологических процессов, протекающих в водохранилищах, сооруженных для различного рода целей (водоснабжения, гидроэнергетического использования и т. д.), особенно большое значение имеют явления массового размножения водных организмов. Массовое развитие фитопланктона, известное под названием «цветения воды», приносит большие затруднения при эксплоатации водохранилищ для целей водоснабжения. Быстрое зарастание некоторых водохранилищ макрофитами, вызывая заболачивание, сокращает полезный объем водоема и способствует развитию малярийного комара. Массовое размножение ракообразных планктона и целого ряда животных бентоса, создавая благоприятную кормовую обстановку, способствует массовому размножению некоторых рыб. Массовое появление моллюска Dreissena polymorpha в некоторых водохранилищах, повышая кормность водоема, в то же время наносит большой ущерб различным гидротехническим сооружениям. Многим водохранилищам свойственно также массовое развитие паразита Ligula, вызывающего целую эпизоотию среди рыб.

Все эти вопросы большого практического значения, подчас требующие вмешательства человеческой воли, могут быть разрешены лишь при подведении под их понимание твердой научной теоретической базы.

При сооружении плотины, перегораживающей реку, происходят коренные изменения в условиях обитания водных организмов. На почве этих изменений развиваются сложные процессы перестройки взаимоотношений между организмами, разрушаются одни биоценозы и создаются другие, обостряются явления борьбы за существование, начинаются процессы формообразования, со всей силой проявляется мощное действие естественного отбора. Задача ученого при изучении этой сложной динамической картины состоит в том, чтобы установить закономерности происходящих перемен и направить происходящие изменения по благоприятному для народного хозяйства руслу.

Исследуя водохранилища в разных географических ландшафтах, мы прежде всего установили, что формирование животного населения водохранилищ, возникающих на реках с различным гидрологическим режимом, происходит весьма различно (Жадин, 1938, 1940, 1941). В то время как в водохранилищах на горных реках, несущих воду с большим количеством взвешенных веществ, фауна почти отсутствует, в водохранилищах на равнинных реках большею частью развивается богатое животное

население, превышающее по своей биомассе в десятки раз население реки. Мы пришли далее к заключению, что основную роль в формировании и количественном развитии животного населения водохранилищ играют две категории явлений: 1) аккумуляция в водохранилище веществ органического и минерального характера, которая является сложным фактором, определяющим физико-химический режим водоема, т. е. условия существования животных и растений, и 2) биоэкологическая обеспеченность, или снабжение водохранилища организмами (из среды исторически сложившихся в данном географическом районе фауны и флоры), которые способны по своим экологическим свойствам жить и размножаться во вновь возникающем водоеме.

То, что вторжение и аккумуляция в водоеме минеральных и органических веществ представляют собою многогранно действующий фактор, показывают исследования Эллиса (Ellis, 1936, 1940) на реках и водохранилищах США, а также ряд экспериментов, произведенных сотрудниками гидробиологического отдела Зоологического института Академии Наук СССР.

Мелкозем почв, смываемый эрозионными процессами в реки и поступающий через них в водохранилища, оказывает воздействие как на водную среду, так и на придонную область водоема (Эллис, 1936). В водной толще мелкоземная муть (взвешенные вещества) поглощает свет, уменьшая прозрачность воды в сотни раз. Так, фильтрованная вода реки Миссисипи пропускает свет на 34 000 мм (в единицах m. i. d. [1], предложенных Эллисом), в то же время естественная мутная (нефильтрованная) вода этой реки понижает проникновение света в воду (m. i. d.) до 235 мм. Взвешенные вещества действуют как теневой экран, давая некоторое предпочтение лучам красного участка светового спектра. В то же самое время взвешенная муть в неперебалтываемой воде значительно снижает скорость передачи тепла в водной массе. По этой именно причине в глубоких водохранилищах (речных озерах) США наблюдается интереснейший факт медленного движения мутных теплых вод поверхностного слоя воды (гиперлимнореума — по терминологии Эллиса) над слоем прозрачной холодной воды придонной области (гиполимниона). Теплообмен между этими двумя массами воды почти не происходит, затухая в узком промежуточном слое воды (соответствующем озерному металимниону).

На минеральный состав воды взвешенные вещества оказывают не всегда и не везде одинаковое воздействие. Эллис (1936), например, не мог установить факта повышения количества электролитов в мутной воде североамериканских рек. Однако С. П. Жданов (в гидробиологическом отделе Зоологического института) доказал, что наилки, выпадающие из весенних взвесей волжской воды, энергично отдают в воду содержащиеся в них вещества. Так, один из опытов С. П. Жданова показал, что в воде, простоявшей над наилком в течение 10 дней, количество кальция увеличилось с 19,6 до 51,2 мг на литр, магния — с 6,1 до 15,7, азота аммиака — с 0,075 до 0,260, фосфора фосфатов — с 0,0008 до 0,0125 мг на литр.

Продукты почвенной эрозии, оседая на дно водохранилищ, содержат обычно большее количество органических веществ, чем взвешенные вещества в воде питающих водохранилища рек. В американских водохранилищах Lake Keokuk и Lake Pepin органическая часть донных отложений составляет 9,25—12,66%, в то время как в речных взвесях количество органического вещества не превышает 1%. По нашим данным наилок, оставляемый Волгой на берегах после паводка, содержит 4,8% органических веществ, а ил, накапливающийся в волжских затонах, зна-

[1] m. i. d.— millionth intensity depth.

чительно больше — до 11,7%. Эти относительно богатые органическими веществами донные отложения оказывают сильное влияние на химизм придонной воды. Илом из воды прежде всего поглощается растворимый кислород. С. П. Жданов (неопубликованные данные) своими опытами с волжским наилком установил, что количество растворенного кислорода при внесении наилка в испытуемую воду неизменно падало и тем быстрее, чем большая навеска ила вносилась. Привожу в виде таблицы результаты одного из опытов С. П. Жданова, проделанного при температуре воды 20° С. В других опытах, при более низких температурах, поглощение кислорода протекало значительно медленнее.

Навеска ила в мг/л	Содержание O_2 в воде до опыта, мг/л	Содержание O_2 в мг/л после начала опыта через:				
		1 день	2 дня	3 дня	4 дня	5 дней
250	10,16	10,16	10,01	7,49	—	0,40
500	10,16	10,16	9,33	5,08	0,50	0,30
650	10,16	10,16	9,16	3,25	0,40	0,40
1 500	10,16	10,16	8,33	0,18	0,20	—
3 500	10,16	10,12	6.86	0,25	0,20	—

Эллис (1940) также устанавливает факт потребления кислорода оседающими в водохранилище веществами. Он же освещает и всю цепь химических превращений, связанных с редукцией кислорода,— возрастание свободной углекислоты и снижение pH от 8,0 на поверхности до 7,5 у дна (это при большой буферности воды в водохранилище Elephant Butte!). В этой же работе Эллис приводит убедительные данные воздействия мути на всю картину кислородного режима водохранилища.

Рассмотренные здесь данные Эллиса и Жданова приводят нас к еще более, чем прежде (Жадин 1940, 1941), твердому убеждению, что роль накопления (аккумуляции) органических веществ в водоемах, в частности в водохранилищах, представляет собою не один изолированный фактор, как это пытается изобразить в своей критической статье, оспаривающей мои взгляды, В. А. Водяницкий (1945), а сложный многогранный фактор первого порядка, контролирующий многочисленные другие факторы водной среды. В частности, кислород по отношению к аккумуляции органических веществ является фактором подчиненного порядка.

В водохранилищах, возникающих за счет заливания больших участков суши с нетронутым почвенным покровом, фактором, обусловливающим неблагоприятный газовый режим придонных слоев воды, являются также процессы образования сероводорода за счет гниения органических веществ почв и восстановления сульфатов. Эти процессы изучены в Зоологическом институте Н. Б. Нечаевой (1944).

Опыты Н. Б. Нечаевой, а также данные других авторов (Драчев, Карельская, Брук, 1939) дают нам ключ к пониманию причин неблагополучного газового режима в водохранилищах на массивах суши с нетронутыми почвами и в то же время указывают путь к смягчению этих крайне неблагоприятных, а подчас и катастрофических для водной фауны условий первых лет существования водохранилищ.

Изменение газового режима в придонных слоях реки при сооружении водохранилища при одновременном накапливании здесь разного рода минеральных и органических веществ, вследствие коренной перемены режима течений, вызывает отбор донной фауны. Действию отбора подвергается как коренная фауна реки и затопленных водохранилищем поемных водоемов, так и фауна, доставляемая в водохранилище речным стоком (особенно в период паводков) и через воздух (откладка яиц на-

секомыми). Отбирающими факторами в водохранилище, как только что сказано, являются условия существования, а равно и степень жизненной стойкости самих организмов. Степень жизненной стойкости, или, что то же, диапазон приспособляемости водных животных, прежде всего проявляется в отношении животных к кислородным условиям, т. е. к условиям дыхания, и далее к условиям питания, размножения, отношения к субстрату и течению. Само собою разумеется, что во всем этом колоссальную роль играет межвидовая конкуренция (борьба за существование).

Из коренной фауны реки прежде всего вытесняются обитатели каменистого грунта (литореофилы), но при этом часть их переходит к жизни на рипальной растительности, а часть поселяется на скалистых грунтах, отмытых водохранилищем около своих новых берегов (Журавель, 1940). Такую же судьбу разделяют обитатели песка и глины (псаммореофилы и аргиллореофилы). Господствующими экологическими группами в водохранилищах становятся обитатели окисленных и неокисленных илов (пелореофилы и пелофилы), а также и фитофилы. Особенно ощутительное уменьшение среди речной фауны Черноморско-Каспийского бассейна испытывают понто-каспийские перакариды, которые в реках заселяют почти все грунты, кроме сильно заиленных. Чтобы выяснить причину исчезновения перакарид из водохранилищ и тем самым подойти к мероприятиям по их охране, А. И. Янковской в гидробиологическом отделе Зоологического института были поставлены наблюдения над поглощением волжскими ракообразными растворенного кислорода. Опытами Янковской было установлено, что различные виды перакарид при одной и той же температуре воды поглощают неодинаковое количество кислорода. Так, при 22—27° С наименьшим потребителем кислорода является Gammarus platycheir, поглощающий 0,540 мг O_2 в час на 1 г живого веса; Metamysis strauchi в то же время поглощает 0,766 мг на 1 г, Corophium curvispinum — 0,946 мг, Dikerogammarus haemobaphes — 0,975 мг. У молодых рачков потребление кислорода заметно выше, чем у более взрослых: у Gammarus platycheir оно достигает 0,770 мг O_2 в час на 1 г живого веса, у Metamysis strauchi — 0,879 мг, у Dikerogammarus haemobaphes — 1,212 мг. При низких температурах воды потребление кислорода падает; так, при 0° Gammarus platycheir поглощает всего 9,252—0,346 мг в час на 1 г живого веса, Corophium curvispinum — 0,338 мг, Dikerogammarus haemobaphes — 0,411 мг. Эти опыты показали, что волжские перакариды каспийского происхождения превосходят по потреблению кислорода пресноводного бокоплава Rivulogammarus pulex почти вдвое, но что и среди иммигрантов высота потребления не одинакова для различных видов. Зимнее пониженное содержание кислорода в волжской воде перакариды переносят, видимо, вследствие пониженного потребления кислорода.

Важным поставщиком животных в водохранилищах является речной весенний паводок и в несколько меньшей степени — летние дождевые паводки. Все эти паводки с их высокими скоростями течения поднимают со дна и несут в толще своих вод множество донных животных, их личинок и яиц. Е. С. Неизвестнова-Жадина (1937, 1941) для паводочных вод Оки указывает до 50 донных организмов в 1 м³ воды, а для Волги в районе выше Куйбышева мы насчитывали от 4 до 31 организмов (личинок хирономид) на 1 м³. В р. Мологе паводочные воды несут от 1 до 16 животных на 1 м³ (Иоффе, 1946). Вполне понятно, не всякая река несет одинаковое количество донных организмов; даже одна и та же река в разных местах переносит различное количество животных. Это видно хотя бы из того, что на илистых грунтах, откладывающихся отдельными притоками Волги при их устьях, количество донной фауны бы-

вает весьма различно. В равнинных реках паводки переносят преимущественно пелофилов и пелореофилов, которые в случае задержки взвесей водохранилищами и образуют в них соответствующий биоценоз, часто с преобладанием форм, наиболее легко переносимых водой или легко перекатывающихся по дну. В горных реках хотя воды и несут довольно большое количество донных организмов, но это преимущественно литореофилы, которые при оседании в водохранилище не находят для себя подходящих условий и погибают. Перенос донной фауны вниз по течению реки все же не ограничивается периодом паводка. Он с известной интенсивностью происходит и при меженном состоянии реки. Однако организмы оседают на дно далеко до момента полного затухания течения в том водоеме, куда впадает приток (Денди, Dendy, 1944).

Вследствие крайней динамичности биоценозов речного дна, что блестяще установлено Е. С. Неизвестновой-Жадиной (1937, 1941), при формировании биоценозов водохранилищ наблюдается весьма интересная картина постепенных переходов одного биоценоза в другой. Так, для Днепра и водохранилища Днепрогэса мы установили, что фитореофильный биоценоз Днепра постепенно заменяется у Днепропетровска промежуточным фито(рео)фильным биоценозом, а близ плотины превращается почти в монотонный фитофильный биоценоз (Жадин, 1940). Нечто сходное описывает и Ласточкин (1939), когда он говорит, что в переходной зоне между рекой Волгой и Иваньковским водохранилищем имеет место нарушение типичных соотношений между элементами псаммореофильного биоценоза, называемого Ласточкиным Fluvialitetum,— внезапным возрастанием обилия то одного, то другого вида.

Если взвешенные вещества, аккумулирующиеся на дне водохранилища, имеют по отношению к представителям донной фауны двоякое влияние, с одной стороны доставляя им пищу, а с другой — ухудшая кислородные условия, то для планктона факт выпадения взвешенных веществ из толщи воды имеет только благоприятное значение, что и отмечалось рядом авторов (см., например, Пирожников, 1937). Фитопланктон получает в осветленной воде бо́льшую толщу для своего развития и более благоприятные световые условия для процессов фотосинтеза. Зоопланктон, а особенно планктические ракообразные, избавляются от взвешенных минеральных веществ, как основной помехи своего развития в реках. Специально поставленными наблюдениями при исследовании Волги под Куйбышевым В. М. Рылов (1940) установил, что в речной воде некоторые виды ветвистоусых раков заглатывают песчинки и другие минеральные вещества. Эти песчинки засаривают фильтрационный аппарат и кишечник рачков, чем и вызывают выпадение их из планктона. В свете этих данных становится понятной картина преобладания в речном планктоне коловраток над ракообразными и постепенного нарастания количества ракообразных при движении от верховьев водохранилища к приплотинной части, хорошо описанная на примере Иваньковского водохранилища Е. С. Неизвестновой-Жадиной (1941). Эти же наблюдения дают и более правильное объяснение фактам сильного падения количества ракообразных в мутной воде порожистой части р. Миссисипи, описанным Гальцовым (Galtsoff, 1924).

Помимо избавления от большого количества минеральных взвешенных веществ зоопланктон получает в водохранилищах и более обильную пищу в виде водорослей и бактерий. Количество бактерий, исчисленное методом прямого учета, в реках обычно не превышает сотен тысяч на 1 см^3, в то время как в стоячих водах оно часто измеряется миллионами. Так, в р. Урале в сентябре — ноябре количество бактерий в 1 см^3 было в пределах 197—590 тысяч (Разумов, 1932), в Волге у Куйбышева Н. Б. Нечаева в мае 1939 г. насчитывала 94—137 тысяч. В то

же время для пруда в Магнитогорске Разумов приводит цифру 1018 тысяч, для оз. Селигер — до 2385 тысяч, оз. Б. Багодак — 2240 тысяч; Салимовская-Родина (1938) для поверхностных слоев оз. Итке-Лемба указывает 1530 тысяч, для оз. Райя-Лампи — 2950 тысяч, оз. Лласси-Лампи — до 4162 тысяч; Францев (1937) для Учинского водохранилища дает 520—3888 тысяч. Все это говорит за то, что в водохранилищах типа волжских можно ожидать значительного увеличения (по сравнению с рекой) количества бактерий до порядка 500—2000 тысяч в 1 см^3, которые будут играть большую роль в питании зоопланктона. Питательная ценность для дафний бактерий и грибков, а также роль бактерий при питании рачков детритом выяснена А. Г. Салимовской-Родиной (1940, 1947) в гидробиологическом отделе Зоологического института.

В отношении рыб водохранилища оказывают двоякое влияние. Они создают ощутительные затруднения для размножения так называемых проходных рыб, причем при сооружении громадных водохранилищ на равнинных реках плотина может сделаться верхней границей распространения рыбы в реке. Всякого рода рыбопропускные сооружения, приносящие на горных и порожистых реках с относительно короткими водохранилищами часто совершенно бесспорную пользу (например, туломский рыбоход на Кольском полуострове), на равнинных реках, где стоячие воды водохранилищ с илистыми и песчаными осадками будут покрывать бывшие нерестилища проходных рыб, могут оказаться совершенно неэффективными или очень мало эффективными.

Интересно, что плотина, разрезав путь миграции проходной рыбы, в некоторых случаях может сделаться фактором изменения биологии этой рыбы. Так, проходная рыба Днепра — рыбец (Vimba vimba), нерестовавшая в Днепре выше современной плотины Днепрогэса и скатывавшаяся для откорма в Днепровский лиман, после постройки плотины стала нереститься в Днепре выше подпора плотины, а на откорм ходить в водохранилище. Здесь днепровское водохранилище для рыбца сыграло ту же роль замены моря, какую для целого ряда проходных рыб играет Ладожское озеро.

В водохранилищах уменьшаются в количестве также реофильные рыбы (стерлядь, жерех, налим и др.), лишающиеся здесь части своих нерестилищ, но приобретающие площади высококормовой ценности для нагула.

Зато для некоторых рыб водохранилища становятся местом максимального размножения. К таким рыбам в первую очередь относится лещ. Г. Х. Шапошникова (Зоологический институт) своими исследованиями (1947) на Волге в районе Куйбышевского строительства установила те специфические черты водохранилищ, которые способствуют массовому размножению здесь леща. В водохранилищах лещ получает новые громадные площади нерестилищ с устойчивым уровенным режимом, с отличной аэрацией воды, хорошо прогревающейся и прозрачной. Лещ вследствие этого может иметь длительный период нереста. Общее улучшение условий обитания увеличивает темп роста леща и способствует его более раннему созреванию. Что касается условий питания леща, то по исследованиям в Зоологическом институте В. Я. Панкратовой (1947) они еще более благоприятны, чем в реке.

Выше мы говорили о явлениях и условиях массового развития животных, имеющих прямое или косвенное положительное значение. Теперь мы должны остановиться на фактах массового размножения в водохранилищах животных и растительных организмов, играющих отрицательную роль в хозяйственной деятельности человека.

Промежуточное, или, вернее, двойственное, положение занимает моллюск дрейссена (Dreissena polymorpha), который, как уже говорилось, одновременно играет и положительную, и отрицательную роль.

Положительное значение дрейссены состоит в том, что она является энергичным продуцентом органического вещества, которое может использоваться как в водохранилище — рыбой, так и вне водохранилища — в птицеводческом и рыбном прудовом хозяйстве. Дрейссена в реках поедается стерлядью, осетром, лещом, плотвой, язем, сазаном. Отрицательная роль дрейссены заключается в том, что она, развиваясь в массе, закупоривает водопроводные трубы и покрывает решетки и другие части гидростанций, подчас значительно снижая напор воды.

Условия, благоприятствующие массовому развитию дрейссены, распространяют свое воздействие как на личинок, так и на взрослых моллюсков (Жадин, 1946). Как известно, дрейссена представляет собою единственного из наших пресноводных моллюсков, размножающегося свободноплавающими (планктическими) личинками. В осветленной вследствие выпадения взвешенных веществ воде водохранилищ личинки (veliger) дрейссены получают значительно более благоприятные условия для питания. Затухающие же в водохранилище скорости вызывают массовую концентрацию личинок при их оседании на грунт. Молодые дрейссены покрывают положительно всякий твердый субстрат в водохранилище и в том числе разного рода гидротехнические сооружения. Через некоторое время, вследствие сильного колебания уровня, в верхнем горизонте водохранилища остается меньше дрейссен, чем в более глубоких горизонтах. Но самые глубокие части водохранилища, соответствующие гиполимниону озер, в которых сказывается неблагоприятный газовый режим, дрейссенами не заселяются. По сообщению инженера Новодержкина (Днепрогэс), днепровская плотина, согласно данным водолазного обследования, была покрыта сплошным слоем дрейссены на глубине от 15 до 30 м. Интересно, что нижняя граница обрастания дрейссеной здесь хорошо совпадает с той глубиной, которую в днепровском водохранилище можно считать границей между мета- и гиполимнионом.

Молодые дрейссены, развивающиеся из личинок, также встречают в водохранилище более благоприятные условия питания, чем в реке. Мутная вода, содержащая большое количество взвешенных веществ, непригодна для питания молодых моллюсков. Молоденькие дрейссены длиной в 1—3 мм в такой воде закрывают створки и не питаются; но стоит только осветлить воду, как молодые моллюски открывают створки и начинают гнать воду через свои сифоны.

Факты массового появления дрейссен неоднократно отмечались для целого ряда водоемов (Энтц, Entz, 1936; Жадин, 1946). Однако вслед за внезапным массовым развитием следовало обычно очень быстрое уменьшение количества моллюсков. Удерживающееся массовое количество дрейссены в водохранилище в течение многих лет представляет, видимо, отличительную черту биологического режима водохранилищ, как особой категории водоемов. Постоянное поступление личинок через речной сток и их легкая концентрация в водохранилище обусловливают здесь продолжительность массового процветания дрейссен.

Большой ущерб человеку наносит малярия, передающаяся малярийным комаром, личинки которого в массе развиваются в некоторых водохранилищах. В СССР с 1935 г. Центральный институт малярии и медицинской паразитологии начал систематические исследования роли водохранилищ в продукции малярийного комара (Беклемишев, 1939; Шмелева, 1940). Известно, что развитие личинок комара тесно связано с водной растительностью. Поскольку зарастание водохранилищ находится в зависимости от характера нарастания глубин в прибрежье и от колебания уровня, то и количество малярийного комара в водохранилищах с разным рельефом дна и с разным уровенным режимом будет весьма различным. В разных местах одного и того же водохранилища

по тем же причинам условия выплаживания комара будут также чрезвычайно неоднородны.

В водохранилище с сильным колебанием уровня в летний период, подобном верхневолжскому (Панкратова, 1940), заросли макрофитов почти отсутствуют и личинки малярийного комара не находят условий для развития. В тех же водохранилищах, где уровень летом колеблется не столь резко, растительность, а вместе с ней и личинка комара, занимает то более, то менее высокие горизонты дна. В Иваньковском водохранилище, например (Шмелева, 1940), в разные годы и разные месяцы одного и того же года пригодными для выплода комара делаются то одни, то другие вертикальные зоны. В проектировавшемся Куйбышевском водохранилище (Беклемишев, 1939), в нижней части, где пойма и надпойменная терраса должны были находиться глубоко под водой, площади продуцирования малярийного комара сократились бы. В районах же верховьев или заливах Куйбышевского водохранилища, где пойма или надпойменная терраса были бы только полузатоплены, создались бы чрезвычайно благоприятные для выплода комара условия — малярийная обстановка здесь резко ухудшилась бы, подобно тому как это случилось на верхних участках днепровского водохранилища (Горицкая, 1940).

Другим паразитарным заболеванием, распространению которого способствуют водохранилища, является лигулёз. Эта болезнь, вызываемая ленточным червем Ligula intestinalis, поражает преимущественно молодых рыб. В водохранищах от лигулёза страдают уклея, окунь, плотва, ерш, лещ, карась, быстрянка (Дексбах, 1939; Жадин и Данильченко, 1941; Цееб, 1934). Больные рыбки, бороздящие поверхность воды, делаются легкой добычей птиц, которые представляют собою окончательных хозяев для лигулы (первым промежуточным хозяином служат планктические рачки — Diaptomus, а вторым — рыбы). Таким образом, массовое распространение лигулёза в водохранилищах зависит в первую очередь от большой концентрации здесь различных водоплавающих птиц. На водохранилищах канала Москва — Волга гнездится и кормится столь много птиц, что эти места становятся излюбленными для охотников. На Московском море в период начала охотничьего сезона «масса охотников выбивает уток по берегам и островам, беря частенько на одно ружье более ста уток за один день» (Машковцев, 1940).

Зарастание водохранилищ, играя большую роль в выплаживании малярийного комара и вызывая накопление органических веществ, способствующих уменьшению полезного объема водохранилища, представляет собою в некоторых водохранилищах отрицательное явление. С другой стороны, растительные заросли являются в водохранилищах лучшими площадями для развития разного рода беспозвоночных, служащих пищей рыб, а также местами нереста рыб. В этом большая положительная роль зарослей. Известно, что в тех водохранилищах США, где прибрежная водная растительность, из-за колебания уровня воды, отсутствует, рыбные ресурсы находятся на весьма низком уровне (Эллис, 1940).

Закономерности зарастания водохранилищ пока еще достаточно не изучены, хотя фактов и наблюдений над этим процессом накопилось уже довольно много (Вертебная, 1940; Шмелева, 1940; Евтюхова, 1941; Павлинова, 1939). Прежде всего отмечается громадная роль в ходе зарастания колебания уровня водохранилища и времени этого колебания. Наиболее интенсивно зарастают водохранилища с постоянным уровнем или те районы водохранилищ (преимущественно верховые), где уровень колеблется незначительно. Далее по интенсивности зарастания стоят водохранилища с понижением уровня в зимнее время, где интенсивность зарастания находится в тесной связи с тем, промерзают

ли или нет грунты, выходящие зимой из-под воды. Потом следуют водохранилища с летним колебанием уровня. Если водохранилище с таким режимом расположено на песчаных грунтах, а падение уровня превышает глубину обычного захождения макрофитов, то здесь водная растительность будет почти отсутствовать. Если же дном водохранилища служит более питательный грунт и колебание уровня летом сравнительно невелико, водная растительность будет развиваться умеренно.

Что касается площадей, которые захватывает водная растительность, то величина их при прочих равных условиях всецело зависит от морфометрии водохранилища.

Последним примером массового размножения, которого мы коснемся в этой статье, будет массовое развитие планктических водорослей, именуемое часто «цветением» воды. Отрицательная роль «цветения» прежде всего сказывается на питьевых качествах воды, вызывая разного рода привкусы и запахи и крайне затрудняя очистку воды. Кроме того массовое развитие водорослей в планктоне часто влечет за собой вытеснение планктических животных, что снижает кормовую ценность планктона. Наконец, отмирание фитопланктона после периода «цветения» может повлечь за собой явления замора рыб.

Мы в своих работах (1938, 1940) подчеркивали факт горизонтальной неоднородности развития фитопланктона в водохранилищах — массовое размножение его в головных частях и уменьшение количества с приближением к плотине и соответственным нарастанием глубин. Объяснение этой картины лежит в изменении характера круговорота веществ. В верхней части водохранилища, из-за небольшой глубины и частично сохраняющегося речного режима, в круговорот вовлекается вся водная масса до дна, так что здесь получается полная мобильность биогенных веществ, обусловливающих (при отсутствии неблагоприятных моментов, каким может быть появление марганца и т. п.) массовое развитие водорослей. В более же глубоких и свободных от течения частях водохранилища круговорот веществ влечет за собой погружение части биогенов в зону металимниона, т. е. уменьшает количество питательных веществ в трофогенном слое и тем самым снижает интенсивность «цветения».

В последнее время Учинская лаборатория Московского водопровода (Гусева, 1938, 1939, 1940, 1941) путем ряда лабораторных и полевых исследований получила много новых данных, значительно уточняющих наши знания о закономерностях массового развития и угасания отдельных представителей фитопланктона. Различные виды водорослей нуждаются для своего массового развития в весьма разных количествах биогенных веществ — азота, фосфора, железа.

Анализируя описанные здесь факты массового развития животных и растений в водохранилищах, мы находим в них подтверждение нашего правила биологической продуктивности на принципе аккумуляции и биоэкологической обеспеченности.

Интересно, что в последнее время целый ряд исследователей независимо один от другого приходит к установлению аналогичных закономерностей в отношении различных сторон водной среды и населяющих ее организмов. Так, Остроумов (1945), говоря о влиянии лесосплава на рыбное хозяйство рек Сев. Двины, Вычегды и Сысолы, констатирует, что при введении на песчаное дно реки древесных остатков, из которых вода экстрагирует вещества органического характера, получается значительное увеличение биомассы донной фауны. Это происходит за счет поселения новых животных на твердом субстрате затопленной древесины (иными словами, за счет расширения биоэкологической обеспеченности биотопа). Когда же древесные остатки попадают на илистое дно затишных мест реки или затонов, то они становятся отрицательным

фактором — количество донной фауны уменьшается из-за гипераккумуляции органических веществ, которые здесь не удаляются течением, и связанного с гипераккумуляцией падения биоэкологической обеспеченности.

На дафний совершенно аналогичное воздействие оказывает концентрация в воде бактерий (Салимовская-Родина, op. cit.). Оптимальные жизненные условия дафнии находят в воде с умеренной концентрацией бактерий, при излишне большом скоплении бактерий дафнии погибают. Точно таково же действие концентрации бактерий на личинку малярийного комара (Беклемишев, 1944). Отрицательная роль бактерий при их гипераккумуляции в воде заключается в отравлении среды промежуточными продуктами распада органических веществ. На личинок малярийного комара очень сходное влияние по конечному результату оказывает и степень концентрации в водоеме высшей растительности, но механизм этого воздействия, конечно, совершенно другой природы. «При любом типе водной растительности с увеличением ее объемного обилия условия существования для личинок Anopheles сначала улучшаются; при некоторой величине объемного обилия условия достигают оптимума и с дальнейшим его увеличением начинают ухудшаться» (Беклемишев, 1944).

Одновременно с этими фактами, подтверждающими, что в природных водах моменты накопления органического вещества могут оказывать совершенно закономерное воздействие на количественное и качественное состояние фауны, а тем самым обусловливать ту или иную степень биологической продуктивности водоема, приводятся соображения совершенно другого порядка.

Так, Ивлев (1945), выступивший с обзорной статьей о биологической продуктивности водоемов, прежде всего почти отрицает динамичность в самом существовании водоемов. Он весьма положительно отзывается об авторах, рассматривающих водоем как стабильное образование («Винберг,— пишет Ивлев,— исходит из весьма ценных предпосылок о стабильности свойств водоемов»). Водоем же он склонен рассматривать как нечто само в себе замкнутое, как микрокосм. Исходя, видимо, из этих соображений, Ивлев закрывает глаза на какую-либо зависимость водоема от окружающей среды, от ландшафта. Поэтому единственный источник энергии в водоеме он видит в солнечной радиации. Такой же мощный фактор обогащения водоема органическими веществами, как сток с суши, поступление в водоем продуктов эрозии почв, Ивлев совсем не замечает и ни в какой мере не привлекает к рассмотрению биологической продуктивности водоемов. А ведь за счет этих веществ развивается такое количество организмов, начиная с бактерий, что скинуть их со счета продуктивности никак нельзя.

Не желает Ивлев считаться и с видовым составом населения водоема. Ему важно лишь, например, то, что начальные величины энергетических коэффициентов роста постоянны, что постоянен якобы химический состав живых организмов.

Все эти предпосылки приводят Ивлева к тому, что, рассуждая о биологической продуктивности водоемов, он совершенно забывает о существовании водоемов, о том, что они населены реальной фауной и флорой, и о том, что человек может в значительной мере внести изменения как в условия водоема, так и в состав населяющей его жизни.

Из-за игнорирования видового состава водного населения Ивлев также не находит возможным уподоблять биологическую продукцию водоемов урожаю полей, что делают многие гидробиологи. Акад. С. А. Зернов в своей Общей гидробиологии (1934), например, проводит полную аналогию между этими двумя системами продукции — в водоеме

доведенной до рыбы, а в сельском хозяйстве до мяса домашних животных.

Все внимание Ивлева концентрируется на нахождении экотрофических коэффициентов и энергетических коэффициентов роста, причем и здесь он не обходится без противоречия. С одной стороны, применение этих коэффициентов, по Ивлеву, весьма несложно, а с другой — «сложное по существу явление, каким является биологическая продуктивность водоемов, не может быть разрешено простыми приемами».

Резюмируя все сказанное, мы приходим к выводу, что проблема биологической продуктивности водоемов не может решаться только в лабораторных условиях. Она должна изучаться одновременно и в поле (на водоеме), и в лаборатории. Она обязана преследовать цели служения человеку. Поэтому, вполне естественно, работа по проблеме биологической продуктивности не может обойтись без решения таких вопросов, как борьба с «цветением» воды, акклиматизация и интродукция новых кормовых животных и рыб и т. п.

Водным же объектом, удобным для решения этих вопросов, можно признать водохранилища, как водоемы наиболее динамичные по своим качествам и наиболее доступные для человеческого воздействия.

Литература

1. Беклемишев В. Н., Проблема малярии в связи со строительством Большой Волги, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., XLVIII, 4, 1939.— 2. Беклемишев В. Н., Экология малярийного комара (Anopheles maculipennis Mgn.), Медгиз, М., 1944.— 3. Вертебная П. И., Водоросли и высшая водная растительность Клязьминского водохранилища, Гигиена и санитария, № 9, 1940.— 4. Водяницкий В. А., О биологической продуктивности водоемов (по поводу теории В. И. Жадина), Зоологический журнал, XXIV, 2, 1945.— 5. Горицкая В. В. и др., Изменения, происшедшие на Днепре в связи с постройкой Днепрогэса, и влияние этих изменений на малярийность местности, Мед. параз. и параз. болезни, IX, 3, 1940.— 6. Гусева К. А., Гидробиологическая производительность и прогнозы цветения водоемов, Микробиология, VII, 3, 1938.— 7. Гусева К. А., Цветение Учинского водохранилища, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., XLVIII, 4. 1939.— 8. Гусева К. А., Действие меди на водоросли, Микробиология, IX, 5, 1940.— 9. Гусева К. А., Цветение Учинского водохранилища, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VII, 1, 1941.— 10. Декгсбах Н. К., Клязьминское водохранилище канала Москва — Волга в 1937—1938 гг., Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., XLVIII, 4, 1939.— 11. Долгов Г. И., Учет гидробиологических факторов при проектировании, строительстве и эксплоатации водохранилищ. Водохранилища для водоснабжения промышл. предприятий и населенных мест, Стройиздат, 1941.— 12. Драчев С. Н., Карельская Т. К. и Брук К. С., Влияние затопленных почв на гидрохимический режим водохранилищ, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., XLIII, 4, 1939.— 13. Евтюхова М. А., Растительность Учинского водохранилища, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VII, 1, 1941.— 14. Жадин В. И., Формирование биологического режима водохранилищ, Успехи современной биологии, IX, 1, 1938.— 15. Жадин В. И., Фауна рек и водохранилищ, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, V, 1940.— 16. Жадин В. И., Жизнь в Куйбышевском водохранилище, Природа, № 6, 1940.— 17. Жадин В. И., Проблема реконструкции фауны Волги и Каспия в связи с волжским гидростроительством, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VII, 1, 1941.— 18. Жадин В. И. и Данильченко П. Г., Донная фауна и рыбы Учинского водохранилища, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VII, 1, 1941.— 19. Жадин В. И., Странствующая ракушка дрейссена, Природа, № 5, 1946.— 20. Журавель П. А., Об изменениях в фауне моллюсков Днепровского водохранилища, Экологич. конференция, тезисы докладов, 1940.— 21. Звягинцев С. Н. и Попова Н. А., Опыт прогноза анофелогенности будущего Куйбышевского водохранилища, Мед. параз. и параз. болезни, IX, 3, 1940.— 22. Иоффе Ц. И., К методике изучения сноса бентических организмов рекой и его роль в заселении водохранилищ, 1946 (рукопись).— 23. Ласточкин Д. А., Особенности распространения бентоса Московского моря, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., XLVIII, 2, 1939.— 24. Машковцев А., Водохранилища на Волге как объект изучения для биологов, Природа, № 11, 1940.— 25. Неизвестнова-Жадина Е. С., Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения, Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1937.— 26. Неизвестнова-Жадина Е. С., Планктон Ивньковского водохранилища в 1937—1938 гг., Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VII, 1, 1941.— 27. Неизвестнова-

Жадина Е. С. и Ляхов С. М., Динамика донных биоценозов Оки в связи с динамикой гидрологических факторов, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VII, 1, 1941.— 28. Нечаева Н. Б., Образование сероводорода в почвах, затопленных водой, Микробиология, XIII, 2—3, 1944.— 29. Остроумов Н. А., Материалы к вопросу о влиянии лесосплава на рыбное хозяйство рек Сев. Двины, Вычегды и Сысолы, рукопись базы АН СССР в Коми АССР, 1945.— 30. Павлинова Р. М., К вопросу о зарастании водохранилищ на примере водохранилища Горьковской энергетической областной станции, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., XLVIII, 4, 1939.— 31. Панкратова В. Я., Распределение донной фауны в Верхневолжском водохранилище в связи с искусственными колебаниями уровня, Зоологический журнал, XIX, 5, 1940.— 32. Панкратова В. Я., Материалы по питанию волжских рыб, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VIII, 1947 (в печати).— 33. Пирожников П. Л., Зоопланктон реки Енисея и Енисейской губы и его роль в питании рыб, Тр. Вс. аркт. ин-та, 98, 1937.— 34. Разумов А. С., Прямой метод учета бактерий в воде, сравнение его с методом Коха, Микробиология, I, 2, 1932.— 35. Рылов В. М., Об отрицательном значении минерального сестона в питании некоторых планктических Entomostraca в условиях речного течения, ДАН СССР, 1940.— 36. Родина А. Г., Опыты по питанию Daphnia magna, Зоологический журнал, XXV, 3, 1946.— 37. Родина (Салимовская) А. Г., Роль бактерий и дрожжевых грибков в питании Cladocera (Daphnia magna), Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VIII, 3 (в печати).— 38. Салимовская-Родина А. Г., О вертикальном распределении бактерий в воде озер, Микробиология, VII, 6, 1938.— 39. Салимовская-Родина А. Г., Бактерии и дрожжевые грибки как пища для Cladocera (Daphnia magna), ДАН СССР, XXIX, № 3, 1940.— 40. Францев А. В., К гидробиологии и микробиологии Учинского водохранилища канала Москва — Волга, Микробиология, VI, 2, 1937.— 41. Францев А. В. и Лебедева С. К., Химизм воды Учинского водохранилища, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VII, 1, 1941.— 42. Цееб Я. Я., Результаты и перспективы гидробиологического изучения крымских водохранилищ, Тр. Крым. науч.-иссл. ин-та нац. культ. строит. и краевед., IV, 1934.— 43. Шапошникова Г. Х., Лещ и перспективы его развития в Волжском водохранилище, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VIII, 3, 1947 (в печати).— 44. Шмелева Ю. Д., Зарастание Иваньковского водохранилища канала Москва — Волга и заселение его личинками Anopheles maculipennis masseae за 3 года его существования, Мед. параз. и параз. болезни, IX, 3, 1940.— 45. Dendy J. S., The fate of animals in stream drift when carried into lakes, Ecolog. Monographs, 14, 3, 1944.— 46. Ellis M. M., Erosion silt as a factor in aquatic environments, Ecology, 17, 1936.— 47. Ellis M. M., Water conditions affecting aquatic life in Elephant Butte reservoir, Bureau of Fish. Bull., No. 34, vol. XLIX, 1940.— 48. Entz G., Ueber das Auftreten und die Verbreitung der Wandermuschel (Dreissensia polymorpha Pall.) im Balaton, Mém. Mus. Hist. nat. Belg., 3, 1936.— 49. Galtsoff P. S., Limnological observations in the upper Mississippi, 1921, Bull. Bureau of Fish., XXIX, doc. 958, 1924.—50. Ивлев В. С., Успехи совр. биологии, 1945.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 5

30 ЛЕТ СОВЕТСКОЙ ПРОТИСТОЛОГИИ

Ю. ПОЛЯНСКИЙ и А. СТРЕЛКОВ

Ленинградский государственный педагогический институт им. А. И. Герцена

Протистологию нельзя рассматривать только как главу зоологии, изучающую определенный тип животного мира — Protozoa. История развития протистологии сложилась таким образом, что с самого своего возникновения она оказалась тесно связанной с разработкой ряда общебиологических проблем. И это не является случайностью. Своеобразие природы простейших, сводящееся к сочетанию клетки и организма, неизбежно приводит при изучении простейших к переплетению частных биологических вопросов с вопросами общей цитологии, физиологии клетки, физиологии размножения и т. п. Благодаря этому протистология становится синтетической биологической дисциплиной, органически связанной со многими биологическими науками. Это придает особый интерес и значение изучению простейших. С другой стороны, протистология имеет огромное чисто практическое значение. Ее теснейшая связь с медициной и ветеринарией не требует доказательств.

В русской дореволюционной биологической науке мы имеем хорошие научные традиции изучения простейших. Имена Шевякова, Кольцова, Аверинцева, Догеля, Метальникова хорошо известны каждому зоологу и ассоциируются с рядом прекрасных работ, главным образом по систематике и морфологии простейших.

После Великой Октябрьской социалистической революции интерес к изучению простейших значительно возрастает. Возникают протистологические школы в Москве и Ленинграде. В области протистологии начинают работать десятки, преимущественно молодых биологов.

В настоящей статье мы попытаемся дать краткий обзор основных направлений и достижений работ советских протистологов за 30 лет. Статья отнюдь не претендует на полноту. В ней отмечается лишь то, что представляется авторам наиболее важным и существенным. Отсюда неизбежный субъективизм в подаче материала. Нами не затрагиваются вопросы медицинской и ветеринарной протозоологии. Мы ограничиваемся рассмотрением протистологии как биологической дисциплины.

Систематика, фаунистика, экология простейших. Фаунистические исследования, выполненные советскими учеными, охватывают многие группы простейших, но изучение отдельных групп шло весьма неравномерно. Если паразитические простейшие разрабатывались со значительной подробностью, что и понятно, как результат стремления сблизить теорию с практикой, то фауна свободноживущих простейших недостаточно известна. Несомненно, что очередной задачей советской протистологии должно стать планомерное изучение протозойного населения наших водоемов и создание руководств и справочников в этой области.

Изложение (в самом общем виде) фаунистических достижений мы намерены вести в двух планах: с одной стороны рассматривать результаты обработки отдельных групп простейших в систематическом порядке, а с другой — затронуть работы по фаунистическим (экологическим) комплексам.

Прежде всего, начиная с саркодовых, мы должны назвать монографию В. Т. Шевякова, посвященную Radiolaria Acantharia (1926). В этом капитальном труде детально разработана систематика и морфология Acantharia. Большой интерес представляют данные о филогенетических отношениях между этими сложно устроенными простейшими. Шевякову удалось подметить у радиолярий явление рекапитуляций.

Второй крупный труд по Sarcodina — это посмертная монография «Паразитические амебы» Г. В. Эпштейна (1941), в которой автор объединил свои многочисленные работы и наблюдения над амебами человека и животных. Следует отметить большую тщательность и детальность его наблюдений. Разбираемая работа имеет большое значение и для медицинских работников, тем более, что в ней ставится вопрос, важный в практическом плане, о существовании, кроме патогенной Entamoeba histolytica, еще двух безвредных амеб (E. hartmanni и E. dispar), тоже с четырехядерными цистами. Эпштейн подчеркивает, что поскольку при большинстве обследований на носительство дизентерийной амебы не учитывалась возможность существования непатогенных видов, эпидемиологическая картина получалась совершенно неправильной и выводы об источниках возникновения инвазии делались неверные. Однако необходимо заметить, что, в силу «бедной морфологии» паразитических амеб, окончательно разрешить поставленный Эпштейном вопрос можно только применив экспериментальное заражение животных различными типами амеб и проследив их судьбу и поведение. В 1941 г. появилась работа Левитанской, в которой описывается амеба из сточных вод, морфологически не отличимая от Entamoeba histolytica; и большой интерес представляет экспериментальная проверка возможности заражения животных и человека этой формой.

Морские раковинные корненожки (Foraminifera) подверглись весьма подробному изучению, но очень неравномерно. Рецентная фауна в морях СССР изучена еще мало, хотя имеется уже ряд работ, посвященных Черному морю (Долгопольская и Паули, 1931), заливам Охотского моря (Волошинова, 1934) и полярным морям (Андросова, особенно Щедрина, ряд статей 1936—1947 гг.). Зато по ископаемым фораминиферам развилась весьма оживленная работа в связи с их значением при отыскании нефтяных месторождений в качестве руководящих ископаемых во время бурения скважин. Введенный американцами метод стратиграфической корреляции при помощи корненожек (см., например, статью Гуткова, 1926) нашел отклик в нефтяных исследовательских учреждениях СССР, где были организованы специальные микропалеонтологические лаборатории.

В настоящее время опубликовано свыше 250 работ, упомянуть которые не представляется возможным.

В статьях сводного характера Герке (1936), Фурсенко (1934 и особенно 1947) подводятся итоги исследования микрофауны нефтеносных площадей Советского Союза. Начинает выходить определитель ископаемых фораминифер (Раузер-Черноусова и Фурсенко, 1937). В настоящее время разработаны фораминиферы нефтяных районов Северного Кавказа и Закавказья (включая и Баку, где особенно много сделано азербайджанскими микропалеонтологами), района второго Баку (Волжско-Уральская нефтеносная область), Эмбинской нефтеносной области Донецкого бассейна, нефтеносного района Средне-Азиатских республик, Сахалина, Арктики. Корненожки как руководящие окаменелости в настоящее время широко начали использовать и в палеонтологических работах за рамками нефтяного дела. И даже стратиграфия, например, Западной Сибири, стала известна, главным образом, в результате использования микрофауны. В работе Бродского и Самсоновой (1933) изучение ископаемых корненожек нашло себе применение при

выяснении генезиса лесса. Основной вывод сводится к тому, что лесс отложился в виде ила на дне ранее существовавших мелких водоемов. Особенности строения этих корненожек, степень их сохранности говорят против эоловой и гляциальной теории возникновения лесса.

Значительный интерес представляет открытие Бродским (1928, 1929) целой фауны многокамерных живых фораминифер в колодцах пустыни Кара-Кум к северу от Ашхабада. От типичных морских форм найденные корненожки отличаются меньшими размерами, нежной раковинкой, тонкие стенки которой менее пропитаны известью. Причиной этих изменений Бродский считает существование описываемых им новых видов в особых условиях жизни в глубоких слоях песков, где вода имеет значительно меньшую соленость, чем в море. В колодцы фораминиферы попадают с грунтовыми водами, а в песке они сохранились из существовавшего в этом месте водоема, связанного со Средиземным морем, на что указывает сходство найденных корненожек именно со средиземноморскими. Однако надо заметить, что заключение о том, что найденные корненожки были живыми, сделано Бродским при изучении уже фиксированного материала, на препаратах (он, правда, изображает на рисунках, приводит на микрофотографиях зернистую плазму и ядра), и остается некоторая доля сомнения в этом факте до тех пор, пока исследователь собственными глазами не увидит живых корненожек.

Свободно живущие Flagellata, как составная часть планктона пресных и морских водоемов, изучались в многочисленных работах ряда авторов. По морскому планктону в только что вышедшей сводке П. И. Усачева (1947) дается подробная общая характеристика фитопланктона наших окраинных и внутренних морей. Подчеркивая исключительное значение фитопланктона в продуктивности толщи морской воды (все пищевые цепи морских животных начинаются с растительной планктонной клетки), Усачев отмечает, однако, неудовлетворительность разработки общей методики работы и подвергает критике существующие способы получения материала, не отражающие истинной картины в толще воды. Автор особо останавливается на исключительно важном значении количественных данных, позволяющих судить о масштабах продуктивности морских вод и составляющих специфическую особенность работ советских ученых (за границей количественные методы исследования биомассы планктона не применяются и данных этого порядка в зарубежной литературе мы не находим). Наиболее полно обследованы наши северные моря. При этом большой интерес приобретают данные Богорова и особенно Ширшова (например, работа 1937 г.) по сезонному характеру массового развития фитопланктона, являющегося весенним цветением. Решающим моментом в этом становится не таяние льда, как это считалось прежде, а разрежение ледового покрова и связанное с этим проникновение света в верхние слои воды. Одновременно удалось обосновать возможность применения данных по фитопланктону в качестве надежных показателей давности вскрытия ледового покрова и возможности предсказания скорого появления льдов.

Фитопланктон в пресных водоемах затронут также в многочисленных работах, в которых, в основном, представлены списки видов, мало увязанных часто с условиями обитания этих представителей. Количественные данные скудны, и в этом отношении все эти работы значительно уступают подобным исследованиям по морскому планктону. Известное развитие в Советском Союзе получило применение планктонных организмов как индикаторов сапробности (степени загрязненности) водоемов. Среди работ сводного характера следует отметить «Volvocineae» и «Eugleninae» Коршикова (1938—1939), изданные на украинском языке и представляющие собой критический обзор форм, встреченных в водах СССР.

Большое внимание привлекло изучение паразитических жгутиконосцев. В. А. Догель (1922) продолжает публиковать свои исследования по Hypermastigina из африканских термитов, собранных им во время экспедиции в Центральную Африку в 1914 г. Описание главным образом новых форм сопровождается подробным морфологическим анализом этой своеобразной группы симбиотических простейших, достигающих чрезвычайно сложной дифференцировки. У Trichonymphidae были обнаружены особые «мумифицированные» покоящиеся стадии, на поверхности которых не выделяется особых оболочек, как это имеет место у цист; жгутики, склеиваясь вместе, образуют здесь поверх тела род войлока, заменяющего оболочку цисты. Эти стадии предназначены для заражения новых хозяев. В тесной связи с упомянутыми работами Догеля стоят работы его учеников — Федоровой (1923) и Бернштейн (1928). Особенно важно отметить последнюю работу, освещающую фауну жгутиконосцев туркестанских термитов, о которых до сих пор ничего не было известно.

Условно среди фаунистических работ (это скорее область медицины) надо поместить многочисленные исследования лейшманий, большую сводку которых мы получили в последнее время в книге Кожевникова и Латышева (1947). Особый интерес с общей точки зрения представляет в этой книге широко развернутая концепция генезиса и эволюции лейшманиозных очагов всего мира.

В области фаунистики инфузорий за описываемый период имеется значительное число работ. Однако обработке подвергнуты главным образом группы паразитических инфузорий; свободноживущие, как было указано выше, разработаны слабо.

Среди водоемов с пресной водой единственным исключением является описание фауны инфузорий Байкала. Гаевская (1933) в большой монографии дает систематический обзор фауны планктонных инфузорий, разбирает их экологию и завершает работу зоогеографическими выводами. Помимо космополитных видов, Гаевская находит в Байкале ряд специфических планктонных видов, выработавшихся в процессе эволюции в самом озере.

Догель и Фурсенко (1921) обнаружили инфузорию из Peritricha в совершенно своеобразных условиях обитания — на жаберных листочках наземных раков Isopoda — мокриц. Прослежены и своеобразные способы сохранения этих инфузорий во время линьки хозяина.

В работах по морскому зоопланктону известное место занимают пелагические инфузории Tintinnoinea, составляющие обязательный элемент главным образом морского планктона. Первые работы (например, Россолимо, 1922, 1927) заключают только списки инфузорий, позже же появляется увязка того или иного состава планктона с гидрологическими условиями, приводятся количественные данные и разбирается, следовательно, экология этих инфузорий. Однако надо сказать, что исследований, специально посвященных рассматриваемым инфузориям, чрезвычайно мало, большей частью эти инфузории затрагиваются попутно с другими компонентами планктона. Малое внимание к Tintinnoinea (и совершенно незаслуженное — последние работы Виркетис над планктоном арктических морей показали, что Tintinnoinea могут быть надежными показателями гидрологического режима, могут дать представление о происхождении вод) связано с тем, что систематика их до сих пор разработана весьма неудовлетворительно. Подготовка к созданию тома «Фауна СССР», включающего Tintinnoinea, начата в организованной после Великой отечественной войны протистологической лаборатории Зоологического института Академии Наук СССР.

Переходя к изложению достижений в области изучения паразитических инфузорий, прежде всего считаем необходимым упомянуть о работе Догеля (1940) над эктопаразитическими кругоресничными Trichodina, главным образом с жабер, плавников и из мочевой системы пресноводных и морских рыб. Из трех групп, установленных Догелем, группа, поселяющаяся в мочевой системе, берет начало от эктопаразитов двумя корнями — один дал начало паразитам рыб, другой — амфибий.

Среди эндопаразитов подробно разработаны инфузории Astomata из червей и моллюсков с точки зрения как систематики, так и морфологии. Здесь надо упомянуть работы Россолимо (1925—1929), Ю. Полянского (1925), Экземплярской (1931). Большой интерес представляют работы Хейсина (1928—1930), проведенные на Байкале, в результате которых опубликована обширная сводка по систематике, морфологии и биологии (экологии) этой группы инфузорий. Кроме того им же (1932) на Байкале изучены Ptychostomidae из моллюсков (из других водоемов Ptychostomidae описаны Россолимо, 1925, Николаевой, 1929, Перцевой, 1929, Студитским, 1932) и Ancistridae (1931). Последняя группа приобретает особое значение как свойственная исключительно морским водоемам и представляющая настоящий морской элемент фауны Байкала.

Ряд капитальных работ посвящен изучению эндопаразитических инфузорий из кишечного тракта травоядных — парно- и непарнокопытных. Догель (и некоторые из его учеников: Щедрина, Гассовский, Крашенинников) в ряде работ описывает фауну Entodiniomorpha из рубца африканских антилоп (по материалам его экспедиции 1914 г., упомянутой выше), из домашнего рогатого скота (весьма обширные сборы из многих районов СССР), из диких парнокопытных, из верблюдов. Эти работы завершены им в монографии 1927 г., в определителе 1929 г. и в ряде специальных статей после этих лет. В монографии, кроме большого числа описываемых видов, затрагиваются теоретические вопросы систематики и географического распространения этой группы инфузорий. Проблема таксономических категорий внутри вида (Догель вводит понятия «раса» и «форма») подверглась дальнейшей экспериментальной разработке ближайшими его учениками — Ю. Полянским и А. Стрелковым, которые установили особую конструкцию вида у инфузорий, когда полиморфизм в пределах вида главным образом имеет модификационный характер (ненаследственный, подробнее об этом см. ниже). Филогенетические построения Догеля нашли блестящее завершение в работе 1946 г., в которой, прослеживая параллельно эволюцию инфузорий с их хозяевами, он устанавливает, что повышение организации инфузорий, усложнение их строения являются позднейшими приобретениями в их эволюции — наиболее простые Entodinium оказываются и наиболее древними. Систематические и морфологические исследования над Entodiniomorpha далее перешли в руках учеников Догеля в изучение их биологии. Количественные данные мы находим в работах Виноградовой-Федоровой (1929—1930), из которых явствует, что инфузории населяют рубец в громадных количествах, исчисляемых несколькими килограммами чистых инфузорных тел в рубце, например, коровы. В связи с такими количествами стал вопрос о роли инфузорий; наблюдения Полянского и Стрелкова (1935) над темпом роста козлят без инфузорий и с инфузориями установили, что, во всяком случае, инфузории не оказывают положительного влияния на хозяина, вопреки высказывавшимся до сих пор мнениям о их положительном значении, а скорее сказываются отрицательно, являясь настоящими паразитами. Подобные эксперименты можно было ставить после того, как Стрелков, Полянский и Исакова-Кео (1933) окончательно развенчали

теорию заражения хозяев инфузорий покоящимися стадиями через пищу — инфузории у животных несомненно передаются активными формами контактным способом через жвачку. Паразитарная природа этих инфузорий подтверждается и наблюдениями Николаевского (1944), указывающего, что в особых, ненормальных для инфузорий условиях, они уходят из просвета кишечного тракта в его стенку, проникают в кровеносную систему и могут служить причиной некробациллозов различных органов хозяина, захватывая с собой из кишечника болезнетворных микробов.

В отличие от парнокопытных, у которых фауна концентрируется в рубце, у непарнокопытных богатое инфузорное население имеется в толстых кишках. Подробное изучение инфузорий непарнокопытных начал Стрелков, который в течение десятилетия (1928—1939) подробно изучил их систематику, биологию, экологию и особенно строение. Суммированы все эти исследования в его монографии (1939), где 50% инфузорий впервые описаны Стрелковым. Кроме систематического обзора там разбирается их экология и путем применения метода количественного учета устанавливается наличие в толстых кишках двух комплексов форм: проксимального, населяющего слепую кишку и начало ободочной, и дистального, содержащего обитателей конечного отдела толстых кишок. Сравнительноморфологическое изучение организации этих инфузорий позволило выделить новое семейство и подсемейство среди Entodiniomorpha.

Обширные работы проведены по кокцидиям — известны многочисленные исследования Якимова и его учеников, в которых описывались десятки и сотни видов. Хейсин (1947) в монографии, посвященной кокцидиям кроликов, прежде всего подвергает критике такой способ описания множества новых видов, так как он проведен без учета большой изменчивости ооцист, выявившейся в его экспериментах с чистым заражением одним видом одной ооцистой. В монографии далее ставится проблема вида у кокцидий, детально прослеживается жизненный цикл ряда кишечных форм.

Среди проблем протозойной экологии особняком стоит вопрос о почвенных простейших, о том своеобразном комплексе очень мелких амеб, жгутиконосцев и инфузорий, которые приспособились к жизни в незначительных по объему количествах воды, задержанных силою капиллярности между почвенными частицами. В начале нынешнего столетия в иностранной литературе стал вопрос об отрицательном влиянии простейших на плодородие почвы благодаря поглощению ими азотфиксирующих или нитрифицирующих микробов. В целях борьбы с простейшими предлагались методы «частичной стерилизации» почвы, что должно было привести к повышению плодородия почвы. С самого начала дискуссии подвергалась возможность существования простейших в почве в активном состоянии. Алексеев еще в 1945 г. резко высказывался против существования простейших в почве, считая, что все получающееся в культурах на питательной среде после засева той или иной почвы развивается из попадающих в почву цист, что условия существования в почве не позволяют простейшим находиться там в активном состоянии. Эта статья вызвала резкий отпор со стороны Засухина, Кабанова и Неизвестновой (1927—1931), открывших целый биоценоз из водорослей и простейших, ведущих несомненно активный образ жизни в поверхностных слоях песка на берегах реки Оки и в Заволжских степях. Этому населению было дано название «псаммон». Существование активных простейших в почве с нормальной (естественной) влажностью было окончательно доказано остроумными опытами Лозина-Лозинского и Мартынова (1930). Мерилом активности авторы избрали скорость передвижения простейших в чаш-

ках Петри со стерильной почвой. В центр такой чашки вносилась капля культуры почвенных простейших; наблюдения над скоростью их распространения в периферии показали цифру 1—2 см в сутки. Подобными опытами полностью опровергались возражения против активного существования простейших в почве. Бродский выступил с концепцией о существовании в почве собственного специфического комплекса простейших («педобионты»). В работах 1935 г. и в посмертной статье 1945 г., разбирая вопрос о простейших в почве Памира, Бродский указывал, что считает возможным использовать протистов как биоиндикаторов почвенных разностей, дополняющих индикаторы морфологического и физико-химического порядка. Бродский считает простейших компонентами почвы, влияющими положительно на азотистый баланс и являющимися источниками огромных запасов геохимической энергии в почве. Простейшие могут служить показателем активности почвы и ее продуктивности и возрастание их количества характеризует по Бродскому повышение активности протекающих в почве процессов. Однако необходимо заметить, что подобные соображения уместны в тех случаях, когда в почвах налицо большое количество простейших (100 тысяч и больше на 1 г почвы). В почвах же с относительно небольшими цифрами (как это было получено с бедными северными почвами в исследованиях Догеля, Раммельмейер, Стрелкова, 1927—1931) значение простейших весьма невелико и во многих случаях едва ли можно говорить о нем в тех тонах, как это делает Бродский.

Морфология и цитология простейших. Среди проблем морфологии и цитологии простейших на первое место мы ставим проблему сохранения формы тела (клетки) простейшего, возникшую и развившуюся почти исключительно на русской почве и существенно отразившуюся на постановке ряда вопросов в заграничной литературе. Мы имеем в виду концепцию Н. К. Кольцова, изложенную в ряде его работ (1903—1912). Основная идея заключается в том, что «во всякой клетке, форма которой отличается от шарообразной, имеется твердый скелет, придающий определенные внешние очертания жидкой протоплазме». Эта концепция была разработана Кольцовым с применением остроумной методики на спермиях различных животных и на стебельке сувойки. В советское время при исследовании протистов широко был применен принцип Кольцова и многократно описаны скелетные, обусловливающие форму тела, элементы эуплазматической и аллоплазматической природы. Роскин (1925) устанавливает скелетное значение фибриллей в аксоподиях солнечников, Роскин и Левинсон (1929) описывают скелетные фибрилли у грегарин; Пешковская (1927—1931) особо подчеркивает большую сложность фибриллярных структур в теле ряда инфузорий и специально трактует их с кольцовской точки зрения. Очень подробно описывается фибриллярная система Догелем и Стрелковым у ряда сложно организованных инфузорий Entodiniomorpha. При этом Стрелков (1939) специально указывает, что нет той непрерывности морфологического единства всего фибриллярного комплекса, который описывался в работах американских протистологов (школы Кофоида) как нейромоторный аппарат, способный воспринять раздражение, передавать его и координировать действия частей тела. Наоборот, между отдельными группами фибриллей связи заметить не удалось, фибрилли разбиты на комплексы, не переходящие непрерывно одни в другие. Левинсон (1941), описывая фибриллярную систему инфузорий Boveria, также считает большинство из них опорными, определяющими форму тела. Кроме того, учитывая, что эти скелетные нити могут быть связаны с ресничным аппаратом, что они поддерживают и укрепляют эти органоиды, находящиеся в непрерывном движении, что скелетные элементы могут быть в мионемах сувоек и т. д., он устанавливает понятие «статомоторный аппарат» — взаимосвязанный

комплекс двигательных и оформленных элементов. Попутно в обеих работах и Стрелков и Левинсон подвергают критике вообще все положение о наличии нервной системы у инфузорий, как несоответствующее фактическому материалу; с другой стороны — видимо, нет никакой надобности искусственно создавать особую нервную систему, подгонять фактический материал к вперед заданной схеме, забывая о способности самой плазмы реагировать на раздражение и передавать его.

Аллоплазматический скелет весьма подробно исследован у инфузорий Entodiniomorpha из кишечного тракта травоядных. Догель у Ophryoscolecidae, Стрелков у Cyclopostiidae описывают скелетные пластинки, заложенные в эктоплазме под кутикулой. Сложная морфология скелетных пластинок позволила создать настоящую сравнительную анатомию скелета, особенно детально разобранную в работе Стрелкова. Догелем (1923), а затем детальнее Стрелковым было установлено, что скелет составлен из вещества, подобного гемицеллюлозам, несколько отличного от настоящей клетчатки.

Цитоплазма. Изучение структуры протоплазмы у простейших и ее включений также привлекало внимание русских протистологов. Румянцев (1922—1925) при изучении Difflugia и других корненожек выяснил значение отдельных компонентов протоплазмы и показал, что так называемые хромидии не имеют никакого отношения к ядру, а являются запасными питательными веществами типа гликопротеидов. Вермель (1925) изучил цитологию Amoeba hydroxena, обнаружив у нее включения волютина и гликопротеидов. Хондриозомы обнаружены у многих простейших. Алексеев (1924—1929) в ряде работ дает обстоятельный цитологический анализ ряда свободно живущих видов Mastigophora и главным образом останавливается на хондриозомах. У инфузорий хондриозомы попутно описываются Насоновым (1924), Стрелковым (1931, 1939). Засухин (1928) подробно исследовал так называемые эндоплазматические гранулы у Opalina, считавшиеся зарубежными исследователями фрагментарным макронуклеусом, и пришел к вполне обоснованному выводу о их хондриозомальной природе, тем более, что они не дают реакции Фельгена на тимонуклеиновую кислоту.

Особо следует отметить монографическое исследование Entamoeba blattae, осуществленное Засухиным (1929). В капитальной работе, охватывающей весь жизненный цикл этой амебы из кишечника таракана, специально разработана цитология, как in vivo, так и на препаратах, обработанных современными цитологическими методами.

Среди проблем протозойной цитологии русским ученым принадлежит почетное место в разработке вопроса строения и роли сократительных вакуолей. В классических работах Насонов (1924, 1925), применив метод осмирования, установил постоянство стенок вакуолей, т. е., вопреки существовавшим до тех пор мнениям о временной природе сократительных вакуолей, доказал, что это постоянный органоид в теле простейшего. Липоидосодержащая стенка сократительной вакуоли нередко достигает большой сложности (например, у Paramaecium), что дало Насонову повод высказать ряд соображений о секреторной функции этой стенки и гомологизировать вакуоль с сетчатым аппаратом Гольджи в клетках Metazoa. Данные Насонова получили подтверждение и дальнейшее развитие в целом ряде работ советских протистологов (Крашенинников, 1929; Стрелков, 1931, 1939; Боева-Петрушевская, 1928; Николаева, 1929; Хейсин, 1930, и др.). Стрелков у инфузорий из кишечного тракта лошади описывает особо сложную систему выводных приспособлений в сократительных вакуолях.

Цитофизиология. Вопросы физиологии простейших привлекали внимание многих советских протистологов и цитологов и разработка их протекала в различных направлениях.

Ряд работ посвящен изучению механизма захвата пищи и физиологии пищеварения. В этом направлении значительный интерес представляют исследования Лозина-Лозинского (1923—1929), обобщенные им в большой работе 1931 г. Лозина-Лозинский показал, что процесс захвата и выбора пищи парамециями сходен с явлениями хемотаксиса. Вещества, в отношении которых инфузории реагируют положительно хемотактически, особенно охотно заглатываются ими. При кормлении парамеций смесью бактерий и кармина отношение их к заглатыванию кармина меняется. Вначале инфузории, наряду с бактериями, заглатывают значительные количества кармина. В дальнейшем кармин почти перестает поглощаться и инфузории выбирают почти исключительно бактерии. При помещении инфузорий на некоторое время в среду, лишенную кармина, они вновь через два-три дня начинают заглатывать кармин. Факторы обусловливающие характер фагоцитоза инфузорий, согласно Лозина-Лозинскому, оказываются весьма многообразными. Они зависят не только от условий окружающей среды и свойств заглатываемых частиц, но и от физиологического состояния самих инфузорий.

Значительный интерес представляют работы Догеля и его сотрудников (Исаковой-Кео, Стрелкова, 1928) по изучению влияния различных солей на прием пищи и дефекацию у Paramaecium. Различные соли в концентрациях, не убивающих клетку, оказывают значительное влияние на темп фагоцитоза и дефекации. Некоторые соли (магний) резко учащают дефекацию, а другие (кальций) задерживают ее. Примесь к пище солей железа изменяет обычный ход пищеварения в том направлении, что вместо отдельных пищеварительных вакуолей образуется сплошная «кишка», положение которой в эндоплазме приблизительно соответствует пути нормального циклоза пищеварительных вакуолей.

Семенов (1937) изучил ход фагоцитоза эритроцитов дизентерийной амебой (Entamoeba histolytica); им убедительно показано, что E. histolytica фагоцитирует эритроциты методом инвагинации, причем может заглатывать не весь эритроцит, а только часть его. Этим объясняется давно известный факт нахождения в плазме E. histolytica эритроцитов как бы разной величины.

Хейсин (1937) на культурах E. histolytica изучил влияние pH среды на ход фагоцитоза. В частности выяснилось, что эти амебы в культурах могут фагоцитировать эритроциты лишь при некоторых значениях pH.

Значительное количество исследований посвящено изучению запасных питательных веществ у простейших и их динамике в процессе метаболизма. Эти исследования представляют не только протистологический, но и общий цитофизиологический интерес. Рядом русских ученых дана картина распределения гликогена, гликопротеидов и жировых включений у представителей разных групп простейших, и зависимость накопления резервных веществ от характера и интенсивности питания и физиологического состояния простейшего прослежена на разных объектах.

Барбарин в ряде работ (1937—1939) на Paramaecium caudatum показал, что питание углеводами резко увеличивает накопление в протоплазме жира и гликогена. Нейтральные жиры также резорбируются туфелькой (вопреки широко распространенному до работ Барбарина мнению о том, что жиры не перевариваются простейшими). Чистые альбумины, напротив, не вызывают пищеварительной реакции и расщепляются и усваиваются лишь при условии одновременного наличия в пищеварительной вакуоли бактерий. При голодании количество гликогена и жира сначала несколько уменьшается. После этого наблюдается обратный процесс: резкое увеличение количеств жира и гликогена. Это ожирение голодающих парамеций автор связывает с расщепительными процессами в плазме и распадом липопротеинового комплекса типа ли-

пофанероза. При асфиксии, которую туфельки могут выдерживать весьма долго (до трех суток), количество гликогена прогрессивно уменьшается, но параллельно происходит увеличение количества жира. Очевидно, при этом инфузории переключаются на расщепительный обмен, одним из источников которого является гликоген. Стойкость парамеций к удушью резко уменьшается при голодании. Голодающие туфельки оказываются весьма чувствительными к асфиксии и погибают в течение часа.

Результаты экспериментов Барбарина очень хорошо согласуются с изучением сезонных изменений жира и гликогена, имеющих место в природной обстановке (Жинкин, 1930; Манусова, 1939). В водоемах у ряда свободноживущих инфузорий (Stentor, Condylostoma, Frontonia и др.) в период активного питания летом происходит накопление в плазме значительных количеств гликогена. Зимою, в период ледостава при падении содержания O_2 до нуля, происходит уменьшение гликогена, протекающее параллельно с ожирением. Инфузории, переживающие зиму, к весне почти лишены гликогена, но зато плазма их заполнена большим количеством жира.

Закономерное изменение резервных веществ в плазме имеет место и при половых процессах у инфузорий и при инцистировании. Ю. Полянский (1934) у Bursaria truncatella наблюдал при конъюгации процесс ожирения, аналогичный тому, который имеет место при голодании. Помряскинская (1940) у Oxytricha hymenostoma обнаружила ожирение перед инцистированием и постепенное уменьшение жира в цистах при сохранении почти неизменного количества гликогена.

Ряд работ посвящен исследованию окислительных процессов у различных групп простейших. В лабораториях Г. И. Роскина изучалась ферментативная основа окислительных процессов. Применение реакций Nadi и Dopa позволило обнаружить в плазме разных Protozoa (трипанозомы, Paramaecium) наличие оксидаз, выступающих на препаратах в форме гранул (Роскин и Левинсон, 1926). Весьма интересны результаты изучения окислительных процессов в теле простейшего, проведенные с применением разработанной Роскиным и Семеновым (1933) методики прижизненного окрашивания лейкобазами. Лейкобазы различных красок окисляются в плазме живых инфузорий, что указывает на имеющиеся у них окислительные системы. У некоторых видов инфузорий при этом происходит энергичное окрашивание макронуклеуса, что указывает на его роль в окислительных процессах (например. Hypotricha, Stentor polymorphus). У других простейших, напротив, более отчетливую реакцию дает цитоплазма (Paramaecium).

Прямому изучению дыхания инфузорий (объект — Bursaria truncatella) посвящены работы Барбарина и Соловьевой (1941—1947). При использовании спирометра Варбурга им удалось определить в абсолютных цифрах энергию поглощения кислорода, а также изменение интенсивности дыхания на разных стадиях жизненного цикла (об этой стороне упомянутых работ см. ниже). Выяснилось, что KCN снижает энергию окислительных процессов (аналогично тому, как это имеет место у многоклеточных), но не выключает полностью дыхание. Это показывает на существование двух различных механизмов окислительных процессов, один из которых выключается действием KCN, другой же не зависит от специфического действия цианидов. Эти опыты объясняют отчасти причины малой чувствительности инфузорий к цианидам, которая отмечается многими авторами. С выключенным действием цианида варбурговским механизмом дыхания инфузории могут жить довольно долго за счет функционирующей второй окислительной системы. При голодании энергия окислительных процессов не только не снижается, но довольно значительно возрастает.

Значительный интерес представляют работы, посвященные метабо-

лизму нуклеиновых кислот и нуклеопротеидов в ядре и протоплазме простейших. Эти работы тесно связаны с общими вопросами физиологии клетки. В работе Громовой (1941) изучено влияние различных внешних факторов и физиологического состояния на структуру и содержание нуклеопротеидов в макронуклеусе Paramaecium. Установлено, что содержание нуклеопротеидов в макронуклеусе значительно возрастает при высоком уровне обмена (обильное питание, оптимальная температура) и падает при голодании. Существенно меняется также количество и распределение нуклеолярного вещества.

В последние годы, в результате работ Брашета, Касперсон (Brachet, Caspersson), выработан ряд новых методов для обнаружения нуклеиновых кислот не только в ядре, но и в плазме (рибонуклеиновые кислоты). Эти исследования открывают новые возможности в изучении белкового клеточного обмена и синтеза нуклеиновых веществ в клетке. В лаборатории Роскина в настоящее время широко проводятся исследования в указанном плане, причем наряду с различными нормальными и патологически измененными тканями многоклеточных в качестве объектов используются различные простейшие. В опубликованных до настоящего времени работах (Роскин и Гинзбург, 1944; Роскин, 1945; Шубникова, 1947) установлено, что характерная для многих Protozoa базофилия плазмы зависит от наличия рибонуклеиновой кислоты. Рибонуклеиновая кислота присутствует и в ядре многих простейших в виде кариозомов, нуклеолей (инфузории, амебы типа «limax», ядрышки макрогамет кокцидий и др.). Имеют место существенные изменения в количестве рибонуклеиновой кислоты, связанные с физиологическим состоянием простейшего. При голодании количество рибонуклеиновой кислоты уменьшается. Значительные колебания ее происходят у инфузорий в процессе конъюгации. Таким образом, рибонуклеиновая кислота оказывается весьма подвижным компонентом ядра и цитоплазмы. Встает вопрос о роли рибонуклеиновой кислоты в синтезе тимонуклеиновой кислоты клеточного ядра. Работа по изучению нуклеинового обмена у простейших по существу еще только начинает развиваться.

Для физиологии простейших весьма ценным является то направление исследований, которое нашло свое выражение в ряде работ Кедровского, выполненных главным образом на Opalina (1931—1942). В этих работах автор изучает вопрос о проникновении и путях движения веществ в клетке. Он описывает в периферических частях плазмы Opalina так называемый сегрегационный аппарат, в котором откладываются вещества, заряженные отрицательно. Путь разных веществ, поступающих в клетку, оказывается различным, в зависимости от их химической природы, электрического заряда и характера претерпеваемых ими в плазме изменений. В отложении веществ в клетке существенную роль Кедровский приписывает компонентам кислой природы («кислотным анаболитам»). Последние, возможно, являются плазматическими нуклеиновыми кислотами. Таким образом, здесь опять выступает вероятная существенная роль веществ нуклеиновой природы в клеточном метаболизме.

Для характеристики физиологического состояния простейших, свойств и изменений коллоидных систем их цитоплазмы и ядра в лаборатории Роскина применяется изучение изо-электрических пунктов (ИЭП) по методу Пишингера (Pischinger). Эти работы (Настюкова, 1942; Роскин, 1946) показывают, что ИЭП, с одной стороны, различен у разных и иногда даже у близких видов простейших. С другой стороны, ИЭП меняется в зависимости от физиологического состояния клетки Protozoa. Так, согласно Настюковой (1942), при конъюгации у Paramaecium наблюдаются закономерные сдвиги ИЭП в щелочную сторону. Однако

физиологическое значение этого показателя, как нам кажется, остается еще не вполне ясным и требует дальнейших исследований.

Ряд работ посвящен изучению физиологических свойств покоящихся стадий разных простейших. Хейсин (1935—1937) подробно изучил проницаемость ооцист кокцидий рода Eimeria. Он обнаружил у них наличие двух оболочек. Внутренняя оболочка — протеиновой природы. Она служит для химической защиты ооцисты. Проницаемость ее для разных органических веществ зависит от величины молекул. Соли внутрь ооцисты почти не проникают. Гораздо менее стойкими являются цисты Entamoeba histolytica (Хейсин, 1935), в которые довольно легко проникают различные соли и органические вещества, убивая цисту. Интересно, что потребность ооцист кокцидий в кислороде на разных ступенях споруляции различна (Хейсин, 1935). Наиболее чувствительными к дефициту кислорода оказываются ооцисты в момент деления ядра. На этих же стадиях наиболее чувствительны они и к повреждающему действию ультрафиолетовых лучей (Литвер, 1935).

Размножение и жизненные циклы простейших. Изучение размножения и жизненных циклов Protozoa привлекало внимание многих советских протистологов. При этом, наряду с работами морфологического характера, многим советским исследованиям по жизненным циклам свойственен физиологический и экологический подход. Многие из этих исследований непосредственно примыкают к работам цитофизиологического характера.

Из довольно многочисленных работ по морфологии размножения простейших мы остановимся лишь на немногих.

Большой общий интерес представляет исследование Догеля (1925) по конъюгации инфузорий из группы Entodiniomorpha. Установлено наличие у этих форм особого «прогамного» деления, предшествующего конъюгации и ведущего к образованию поколения прэконъюгантов, морфологически отличных от нейтральных (не конъюгирующих) особей. Особенно интересны параллелизмы в ходе конъюгации Entodiniomorpha с половыми процессами Metazoa. Мужской пронуклеус принимает у Entodiniomorpha форму сперматозоида и через глотку проникает в конъюгирующего партнера. Таким образом, происходит взаимное оплодотворение конъюгантов путем выхода сперматозоидов во внешнюю среду (просвет глотки) и проникновение их в соседнюю особь. Невольно напрашивается аналогия с некоторыми многоклеточными (например, Anthozoa), у которых также сперматозоиды при оплодотворении проникают через глотку. Образование сперматозоида у Entodiniomorpha подтверждено Полянским и Стрелковым (1938) и у наиболее примитивных представителей этой группы (род Entodinium).

Изучение конъюгации у инфузории Bursaria truncatella осуществлено Ю. Полянским (1934). В этой работе впервые подробно изучен путь развития нового макронуклеуса, его «онтогенез» из дериватов синкариона. Установлены своеобразные аналогии этого сложного процесса с овогенезом (образование «бивалентных хромозом», превращение их в «ламповые щетки» с последующим исчезновением, наличие стадии, соответствующей зародышевому пузырьку растущего ооцита и т. п.). Автор приходит к выводу, что нуклеопротеиды (хроматин) дефинитивного макронуклеуса морфологически не связаны с хромозомным комплексом синкариона. У Bursaria установлены глубокие изменения цитоплазматических компонентов. Во время конъюгации происходят редукция перистома, изменение хондриома, накопление больших количеств нейтрального жира. Все это указывает на глубокие физиологические изменения, сопровождающие половой процесс.

Половые процессы у Loxodes — инфузории, обладающей совершенно особенным ядерным аппаратом,— согласно работе Богдановича (1930),

характеризуются очень своеобразными чертами, заключающимися в том, что макронуклеусы этой инфузории не разрушаются. Таким образом, в одной и той же особи Loxodes могут одновременно присутствовать ядра (макронуклеусы), принадлежащие к разным «поколениям». Кроме рассмотренных выше работ по конъюгации инфузорий, этот процесс изучался и у ряда других форм (Месяцев, 1924; Дайн, 1930; Фурсенко, 1929, и др.).

Изучение физиологической стороны размножения и жизненных циклов Protozoa нашло отражение в советской протистологической литературе в ряде работ.

Первый вопрос в этом плане — это изучение физиологических изменений, совершающихся в теле простейшего в промежутке между двумя делениями и в момент самого деления. Имеют ли место «возрастные» функциональные изменения? Эта постановка вопроса связана с взглядами Токина, развивавшимися и его сотрудниками в ряде работ по «онтогении клетки» (1934—1937). Объектом для экспериментов в указанном направлении служили инфузории.

Трофимович (1936) у Paramaecium наблюдала некоторое изменение чувствительности к KCN в зависимости от «возраста». Наиболее стойкими оказались туфельки через 4—6 часов после деления. «Возрастные» изменения чувствительности Paramaecium к хинину обнаружила Горбунова (1937) и к фитонцидам Коваленок (1945). На довольно большом материале изучила возрастные изменения чувствительности Paramaecium к различным факторам (KCl, $CaCl_2$, $CuSO_4$, KCN) Маркова (1945). Ею установлена определенная закономерность: постепенное падение чувствительности с возрастом. Наиболее чувствительными оказались «молодые» инфузории (после деления). Маркова высказывает предположение (исходя из концепции Чайльда), что повышение чувствительности связано с повышенным метаболизмом. Это предположение находит подтверждение в работе Барбарина и Соловьевой, установивших путем изучения дыхания у Bursaria наличие падения интенсивности окислительных процессов по мере «старения» инфузории. После деления интенсивность окислительных процессов повышается.

Второй вопрос — это исследование физиологических изменений, происходящих при половом процессе. Объектом изучения и здесь служили инфузории. Настюкова (1939) наблюдала при конъюгации Paramaecium наибольшую чувствительность к акрихину на ранних стадиях конъюгации. В некотором противоречии с ее данными стоит работа Соловьевой (1946), подробно изучившей чувствительность Bursaria truncatella к различным факторам на разных стадиях конъюгации. Она наблюдала, что на ранних стадиях конъюгации чувствительность конъюгантов к KCN и хинину является наименьшей, в конце конъюгации и у экконъюгантов — наибольшей. В отношении других повреждающих факторов (KCl, $CaCl_2$) зависимость обратная. Соловьева считает, что малая чувствительность к цианидам и хинину (дыхательным ядам) является показателем сниженной интенсивности обмена. Обмен нарастает в конце конъюгации и у экконъюгантов. Эта гипотеза нашла подтверждение в работе Барбарина и Соловьевой (1947), показавших что интенсивность дыхания в начале конъюгации значительно ниже, чем в конце ее и у экконъюгантов. Эти данные показывают, что конъюгация действительно ведет к повышению уровня обмена веществ — об этом говорят не только косвенные данные об ее «омолаживающем» значении (Мопа, Калкинс и др.), но и прямой физиологический эксперимент.

Процесс инцистирования у Protozoa также подвергся изучению в ряде работ, как с морфологической, так и с физиологической стороны. Иловайский (1926) подробно изучил инцистирование у Hypotricha. Особенно ценны его данные об образовании и строении оболочек цист. Он

описал наличие трех оболочек, из которых внутренняя (так называемая Intimocysta) является полупроницаемой мембраной и представляет собой своеобразную химическую защиту протоплазмы (аналогия с яйцами некоторых червей, например Ascaris). Помряскинская (1940) описывает сложную картину закономерных изменений ядерного аппарата при инцистировании Hypotricha. Происходит слияние всех сегментов макронуклеуса в одно ядро. Оба микронуклеуса также сливаются (без предварительного редукционного деления). Так как микронуклеус инфузорий является диплоидным ядром, то образующееся в цисте ядро оказывается «дважды диплоидным». При эксцистировании при первом митозе микронуклеуса ясно видно это удвоенное (против диплоидного) число хромозом, которое в результате первого митоза вновь становится «нормально» диплоидным. Помряскинская описывает также закономерную картину изменений в цисте резервных веществ (постепенная трата жировых включений) и механизм эксцистирования, в котором активную роль играет сократительная вакуоль.

Ряд работ посвящен исследованию цикличности в природных условиях — в водоеме. Фурсенко (1929) детально изучил годичный жизненный цикл кругоресничной инфузории Zoothamnium arbuscula. Этот вид обладает весьма сложной полиморфной колонией. В естественной обстановке наблюдается вполне закономерный из года в год повторяющийся цикл. Зимние месяцы Zoothamnium проводит в состоянии цист. Эксцистирование происходит ранней весной. Конъюгация приурочена к июлю. Осенью вновь происходит инцистирование. Весьма сложно и строго закономерно идет развитие полиморфной колонии Zoothamnium, обнаруживая некоторую аналогию с детерминированным дроблением яйца.

В естественной обстановке, повидимому, и многим другим свободно живущим инфузориям свойственны «природные» жизненные циклы, как показано в ряде работ, проведенных до войны в Петергофском биологическом институте (Полянский, 1934 — Bursaria; Жинкин, 1931 — Stentor; Манусова, 1939 — Condylostoma, Frontonia). При этом осуществляется не только закономерная смена отдельных стадий цикла (агамное размножение, инцистирование, конъюгация), но для определенных сезонов характерно определенное физиологическое состояние инфузории (зимнее «ожирение», летне-осеннее накопление гликогена — см. выше). Все это позволяет говорить об естественных «природных» циклах свободно живущих простейших, в отличие от тех «циклов» и «ритмов», которые находили преимущественно американские авторы в лабораторных условиях.

Среди исследований по жизненным циклам споровиков наибольший интерес и значение имеют упомянутые выше работы Хейсина (1935 — 1947), детально изучившего развитие кокцидий кролика. Им установлено, что агамная эндогенная часть цикла кокцидий (разные виды Eimeria) строго ограничена. Происходит для каждого вида определенное число шизогоний, после чего начинается развитие гаметоцитов. Таким образом, представление о хроническом течении кокцидиозной инвазии (по крайней мере для рода Eimeria) должно быть оставлено. При отсутствии повторных инвазий кролик довольно быстро полностью освобождается от кокцидий. Эти работы существенно меняют обычные представления о цикле развития кокцидий.

Генетика и экспериментальная систематика и видообразование у простейших. Расцвет молодой отрасли биологической науки — генетики — представляет собою одну из характерных особенностей биологии XX века.

Простейшие, представляющие собой своеобразное исторически сложившееся сочетание клетки и организма, в отношении закономерности изменчивости и наследственности представляют ряд особенностей, вытекающих из одноклеточной природы и особенности форм размноже-

ния (широкое распространение агамного размножения). Все это заставляет искать среди Protozoa некоторое качественное своеобразие генетических закономерностей и не позволяет безоговорочно переносить на простейших те генетические закономерности, которые установлены для многоклеточных растений и животных. Поэтому вполне естественно, что генетика простейших привлекает значительное внимание как советских, так и зарубежных биологов.

Советские работы по генетике Protozoa посвящены преимущественно изучению изменчивости и зависимости ее от факторов среды. Вместе с тем эти работы тесно переплетаются с вопросами изучения адаптаций, природы внутривидового полиморфизма, механизма естественного отбора и видообразования. Подобное направление работ советских ученых по генетике простейших не является случайностью. Оно обусловлено тесной связью генетических исследований с общими проблемами дарвинизма, энергично разрабатываемыми советскими биологами. Между тем в зарубежной литературе часто наблюдается отрыв генетических протистологических работ от дарвинизма и многие из них приобретают довольно узкий и подчас формальный характер (например, работы Раффеля по мутационной изменчивости инфузорий).

Одним из объектов для изучения модификационной изменчивости и внутривидового полиморфизма явились инфузории из сем. Ophryoscolecidae (Полянский и Стрелков, 1938; Киль, 1940). Благодаря разработанной методике получения в стерильном в отношении инфузорий животном клонов отдельных видов Ophryoscolecidae удалось на генетически однородном материале изучить модификационную изменчивость некоторых видов. Оказалось, что такие виды, как Entodinium caudatum, Eudiplodinium neglectum, Diplodinium dentatum обладают исключительной пластичностью. В рамки модификационной изменчивости Entodinium caudatum укладывается ряд форм, описанных ранее как самостоятельные виды. С другой стороны, некоторые виды оказались весьма «стабильными», с малым размахом модификационной изменчивости (Eudiplodinium maggii). Установлена зависимость появления тех или иных модификационных «форм» от характера пищи хозяина. В отдельных случаях удалось выяснить адаптивное значение модификаций. Так, шипы, развивающиеся на заднем конце Entodinium caudatum, являются полезным пассивным приспособлением против поедания хищником (Entodinium vorax). При одновременном присутствии в популяции E. caudatum E. vorax осуществляется элиминация последним всех бесшипных и короткошипных особей, и E. caudatum, благодаря этому своеобразному процессу отбора модификаций, становится «хвостатым». Авторы приходят к выводу, что в данном случае имеет место отбор длительных модификаций.

Советские протистологи дали ряд работ, специально посвященных проблеме длительных модификаций у простейших (инфузорий), вопросу, представляющему немаловажный интерес в плане изучения механизмов адаптаций. В весьма тщательно выполненной работе Олифан (1935) с несомненностью установлено длительное последействие при агамном размножении высоких и низких температур на темп размножения Paramaecium caudatum. Олифан рассматривает это как явления длительной модификации. Орлова (1941) на большом материале в результате приучения туфелек к $CaCl_2$ (на индивидуальных линиях) получила адаптивные модификации, сохранявшиеся длительное время при агамном размножении. Орлова исследовала постепенный характер исчезновения длительной модификации и установила, что длительность последействия в значительной мере определяется длительностью воздействия фактора, к которому производится приучение. Интересно, что возникновение модификации оказалось не специфичным. Повышенная

стойкость к $CaCl_2$ сопровождалась повышением стойкости и к ряду других повреждающих агентов. Длительная модификация немедленно «снимается», если происходит конъюгация. Работы Олифан и Орловой дают несомненное доказательство реальности феномена длительных модификаций (чего отнюдь нельзя сказать о прежних работах Иоллоса, 1921).

Однако адаптации, возникающие в результате длительного воздействия на инфузорий каким-либо фактором, повидимому не всегда переходят в длительную модификацию. Орлова при действии на Paramaecium эквилибрированными солевыми гипертоническими растворами получила резко выраженную адаптивную модификацию. Но последействие при этом совершенно отсутствовало. Все эти данные о природе адаптивных модификаций представляют большой интерес.

Большое принципиальное значение имеют многочисленные работы Гаузе и ряда его сотрудников (Настюкова, Смарагдова), выполненные в лаборатории В. В. Алпатова и посвященные экспериментальному изучению естественного отбора у простейших, механизму возникновения адаптаций, географической изменчивости (1933—1941). В созданных экспериментально микрокосмосах, включающих различные по своей экологии формы (Paramaecium — пожиратель бактерий, Bursaria, Didinium — хищники и др.), Гаузе удалось констатировать ряд количественных закономерностей колебания численности компонентов микрокосмоса, связанных с динамикой борьбы за существование и отбора. Он углубил и конкретизировал известные формулы Вольтерра и Лотка о численных колебаниях организмов в процессе борьбы за существование. Им выяснены также конкретные отношения между близкими видами (Paramaecium aurelia, P. caudatum) и показано, что преобладание того или иного из указанных видов зависит от конкретных условий среды. В позднейших работах Гаузе и Смарагдова изучили механизм приспособления разных инфузорий к повышенной солености среды и некоторым другим факторам (хинин). В этих работах констатируется факт возникновения адаптации и выясняется интересная закономерность, заключающаяся в том, что при приспособлении к повышенной солености происходит отбор не тех линий, которые обладают исходной повышенной резистентностью, а тех, которые наиболее способны вырабатывать адаптивные модификации. При выработке адаптаций к «непривычным» факторам (хинин) механизм иной. Происходит прямой отбор наследственно более стойких биотипов.

Анализ хода приспособления к повышенной солености позволил установить наличие стабилизирующего отбора (в смысле акад. Шмальгаузена). Установлен также факт географической изменчивости у инфузорий (Смарагдова, 1941). Необходимо подчеркнуть, что приведенным кратким изложением результатов работ Гаузе и его сотрудников далеко не исчерпывается все основное содержание исследований.

Исследование изменчивости ооцист на чистых линиях кокцидий (Хейсин, 1947) показало значительный размах их изменчивости и поставило под вопрос законность описания новых видов по ооцистам.

Из работ, рассматривающих общие закономерности эволюции простейших, остановимся кратко на статьях В. А. Догеля (1929, 1946), посвященных явлению «полимеризации», как одному из принципов (способов) прогрессивной эволюции Protozoa. Догель, на основе анализа большого материала, приходит к выводу, что эволюция многих групп простейших шла в направлении увеличения числа органелл. Это явление хорошо демонстрируется на ряде наиболее сложно организованных простейших (Poly- и Hypermastigina, Entodiniomorpha). В филогении Metazoa Догель усматривает, наоборот, иной путь эволюции прогрессивных групп, у них чаще имеет место обратное явление — «олигомеризация» — уменьшение числа однозначных органов.

Медицинская и ветеринарная протозоология. В область медицинской и ветеринарной протозоологии, которые за 30 лет развивались весьма успешно и имеют множество практических и теоретических достижений, мы за недостатком места входить не можем. Для этого необходимо несколько самостоятельных обзоров, посвященных основным проблемам медицинской и ветеринарной протозоологии (частично это сделано уже в разделе «Учение о паразитических простейших» «Руководства по паразитологии человека» акад. Павловского, 1946).

Тем не менее мы не считаем возможным обойти молчанием эту плодотворную работу советских медицинских и ветеринарных протозоологов; назовем лишь важнейшие ее направления.

Проблема амебиазов разрабатывалась весьма успешно как в паразитологическом и протозоологическом, так и в эпидемиологическом разрезе (Эпштейн, 1941, Гнездилов, диссертация, 1945 и др.).

Патогенные трипанозомы составляют объект многих работ (Якимов, 1931, и др.).

Особенно энергично и разносторонне изучалась проблема кожного и висцерального лейшманиоза. В этой области выдающееся значение имеет обобщающая результаты исследований советских ученых, занимавшихся лейшманиозами, упоминавшаяся уже выше монография Н. И. Латышева (1947), в которой собрана и библиография вопроса.

Огромную и плодотворную работу проделали советские маляриологи. Исследования затрагивают эпидемиологию, иммунологию, биологию и экологию переносчика, клинику и терапию (по последнему вопросу см. Тареев, «Клиника малярии», 1946). Среди сотен работ по малярии особое место занимают исследования лаборатории Мошковского, по новому ставящие и освещающие ряд вопросов эпидемиологии малярии.

В области ветеринарной протозоологии большое внимание уделялось исследованию пироплазмозов и тейлериозов. Характерны широта охвата проблемы, многообразие направлений исследования. Якимов с сотрудниками, Растегаева, Целищев, Павловский, Галузо, Лотоцкий, Померанцев и др. внесли много принципиально нового как в систематику возбудителей, так и в эпизоотологию и терапию пироплазмозов.

Весьма плодотворным оказалось учение акад. Павловского о трансмиссивных заболеваниях, т. е. таких, которые передаются переносчиками, главным образом кровососами. Среди болезней этого рода как раз многие вызываются простейшими. Для трансмиссивных болезней характерна их очаговость, что связано с тем, что возбудитель гнездится в ограниченном часто биотопе переносчика.

Краткий обзор протистологических исследований советских ученых за 30 лет, приведенный нами выше, с очевидностью показывает, насколько энергично и плодотворно развивалась эта отрасль биологии. Большой интерес советских биологов к протистологии не есть случайное явление. Он определяется большим теоретическим значением изучения простейших для ряда общебиологических проблем, а также огромной практической ролью простейших в медицине и ветеринарии.

С полным правом можно утверждать, что советская протистология характеризуется своими собственными оригинальными направлениями исследований, многие из которых в методологическом отношении стоят значительно выше зарубежных работ. Это справедливо, например, в отношении изучения фибриллярных структур и многих сторон физиологии простейших. Исследование жизненных циклов Protozoa в советской литературе, характеризующееся физиологическим и экологическим подходом, также выгодно отличается от трафаретного изучения «life-cycle» американцев. Генетико-протистологические советские работы, тесно свя-

занные с общими вопросами экологии и дарвинизма, несомненно представляют оригинальное и перспективное научное направление.

Таким образом, советская протистология сумела зарекомендовать себя как отрасль знания, обладающая специфическими интересами, своим достаточно обширным кругом работников и оригинальными руководствами: в 1931 г. вышли «Патогенные простейшие спирохеты и грибки» Эпштейна, «Ветеринарная протозоология» Якимова; в 1937 г. в «Руководстве по зоологии» вышел протистологический отдел Догеля; в том же году Бродский выпускает краткую «Историю протозоологии»; большой опыт техники работы с простейшими нашел свое отражение в «Практикуме по паразитическим простейшим» Эпштейна (1940).

Бесспорные научные достижения, которые мы имеем в отечественной протистологии за советский период ее развития, являются залогом дальнейшего успешного развития этой важной отрасли биологии.

Литература

В списке литературы по необходимости приведена ничтожная часть работ, опубликованных советскими протистологами. Многие ссылки можно найти в нашей статье 1938 г. (Догель В. А., Полянский Ю. И. и Стрелков А. А., Успехи современной биологии, т. VIII, вып. 1) «Советская протистология за двадцать лет (1917—1937)», в статье Догеля В. и Курсанова Л., «Протистологические работы в Союзе за X лет» (Русский архив протистологии, т. VII, вып. 1—2, 1928), в восьми томах «Русского архива протистологии» (1922—1929). Кроме того, мы ниже приводим статьи и книги, в списках литературы которых имеются ссылки и на остальные русские работы.

Систематика, фаунистика Sarcodina

1. Агаларова Д. А., Джафаров Д. И. и Халимов Д. М., Справочник по микрофауне третичных отложений Апшеронского полуострова, Азгостоптехиздат, Баку, 1940.—2. Бернштейн Т. (Bernstein T.), Über einige arktische Radiolarien, Arch. Protistenk., 76, 1932.—3. Бродский А. Л., Фауна водоемов пустыни Кара-Кум, Тр. Ср.-Аз. гос. ун-та, сер. XII-а, 5, 1929.—4. Бродский А. Л. и Самсонова М. Ф., К вопросу о генезисе лесса в бывш. Чимкентском уезде, Тр. Ср.-Аз. гос. ун-та, сер. XII-а, 14, 1933.—5. Гассовский Г., Новые Rhizopoda из озер Кончезерской группы (в Карелии), Тр. Бородинск. биол. ст., 8, 1936.—6. Герке А. А., Микропалеонтологические работы в Грознефти, Грозн. нефт., 1934.—7. Гудков П. П., Стратиграфическая корреляция нефтеносных отложений, основанная на изучении фораминифер, Аз. нефт. хоз-во, 1926.—8. Кешмен Д., Фораминиферы, под ред. А. В. Фурсенко, с прилож. библиогр. справочника, сост. А. К. Богдановичем, ОНТИ, 1936.—9. Раузер-Черноусова Д. М. и Фурсенко А. В., Определитель фораминифер нефтеносных районов СССР, ч. 1, ОНТИ, 1937.—10. Фурсенко А. В., Итоги и перспективы микропалеонтологических работ на нефтеносных площадях СССР, Нефт. хоз-во, 26, 1934.—11. Фурсенко А. В., Основные итоги работ по изучению микрофауны нефтеносных районов СССР, Юбил. сб. Всесоюзн. нефт. н.-и. геолого-развед. ин-та, 1947.—12. Шевяков В. (Schewiakow W.), Die Acantharia des Golfes von Neapel, Fauna e flora del Golfo di Napoli, Monograph, 37, 1926.—13. Щедрина З. Г., К распределению фораминифер в Гренландском море, ДАН, 55, 1947.—14. Щедрина З. Г., К фауне корненожек полярных морей СССР, Тр. Арктич. ин-та, 33, 1936.—15. Щедрина З. Г., Новые формы фораминифер из Северного Ледовитого океана, Тр. дрейф. экспедиции на л/п «Седов» 1937—1938 гг., III, 1947.

Flagellata

1. Бернштейн Т. (Bernstein T.), Untersuchungen an Flagellaten aus dem Darmkanal der Termiten aus Turkestan, Arch. Protistenk., 61, 1928.—2. Висловух С. М., К познанию микроорганизмов Невской губы, Изв. Росс. гидрологич. ин-та, 1—2, 1921.—3. Воронихин Н. Н., Фитопланктон (excl. Bocillariales), р. Большой Невы в период 1923—26 гг., Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 11, 2, 1934.—4. Догель В. А., Исследования над паразитическими Protozoa из кишечника термитов. III. Trichonymphidae, Арх. рус. протистол. об-ва, 1, 1922.—5. Догель В. А. и Михельсон Р. М., Материалы к познанию Catenata, аберрантной группы паразитических Peridinea, Рус. арх. протистологии, II, 1923.—6. Киселев И. А., Планктон пруда («хауза») Нау г. Старой Бухары, его состав и периодичность в связи с изменениями физико-химических условий водной среды, Тр. Узбек. тропич. ин-та, 1, 1930.—7. Киселев И. А., Фитопланктон Невской губы и восточной части Финского залива, Иссл. р. Невы и ее бассейна, 2, 1924.—8. Кожевников В. В., Добротворская Н. К. и Латышев Н. И., Учение о кожном лейшманиозе, Медгиз, 1947.—9. Коршиков О. А., Volvocinae, Визначник прісноводных водоростей УРСР, IV, 1938.—10. Пельш А. Д. и Чернов В. К., Фитобиологическое обследование

озер Южной Карелии в связи с поисками диатомитов, Уч. зап. ЛГУ, 30, 1939.—11. Попова Т. Г., К познанию альгофлоры Северной Хакассии, Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР, сер. биол., 2, 1946.—12. Свіренко Д. О., Eugleninae, Визначник прісноводных водоростей УРСР, II, 1939.—13. Усачев П. И., Общая характеристика фитопланктона морей СССР, Усп. совр. биол., XXIII, вып. 2, 1947.—14. Чернов В. К., Материалы к познанию фитопланктона озер, расположенных в районе Бородинской пресноводной биологической станции, Тр. Бородинск. пресноводн. ст., V, 1927.—15. Ширшов П. П., Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом, Тр. Арктич. ин-та, 82, 1937.—16. Штин Г. А., Флора водорослей среднего течения р. Вятки, Уч. зап. МГУ, 82, Тр. Ботанич. сада, 5, 1945.—17. Эсырева В. И., Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до Горького, Уч. зап. МГУ, 82, Тр. Ботанич. сада, 5, 1945.

Infusoria

1. Бернштейн Т. П., Зоопланктон Карского моря по материалам экспедиции Арктического института на «Седове» 1930 г. и «Ломоносове» 1931 г., Тр. Арктич. ин-та, IX, 1934.—2. Бернштейн Т. П., Планктические простейшие северо-западной части Карского моря, Тр. Арктич. ин-та, III, вып. 1, 1931.—3. Виркетис М. А., Могут ли Tintinnoidea служить показателями гидрологического режима, Пробл. Арктики, 3, (1943) 1945.—4. Виркетис М. А., Некоторые данные о зоопланктоне Баренцова моря, Тр. Ин-та изуч. Севера, 37, 1928.—5. Виркетис М. А., О распределении зоопланктона в горле Белого моря, Тр. Ин-та изуч. Севера, 40, 1929.—6. Гаевская Н. (Gajewskaja N.), Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Infusorien des Baikalsees, Zoologica, 32, 1933.—7. Гаевский Г., К микрофауне кишечника лошади, Тр. Петрогр. об-ва естествоисп., 49, 1918.—8. Догель В. А., К вопросу о систематике рода Trichodina, Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., LXVIII, вып. 4, 1940.—9. Догель В. А. (Dogiel V. A.), Monographie der Familie Ophryoscolecidae, Arch. Protistenk., 59, 1927.—10. Догель В. А., Определители по фауне СССР. 2. Простейшие Protozoa, малоресничные инфузории Infusoria Oligotricha, сем. Ophryoscolecidae, АН СССР, 1929.—11. Догель В. А., Филогения инфузорий желудка жвачных в свете палеонтологических и эколого-паразитологических данных, Зоологический журнал, XXV, 1946.—12. Кожов М. М., Животный мир озера Байкал. ч. 1. Простейшие, Иркутск, 1947.—13. Николаева Г. В., Новый вид паразитической инфузории Ladopsis bithyniae n. sp. из кишечника Bithynia tentaculata L., Тр. Петергофск. естеств.-научн. ин-та, 6, 1929.—14. Николаевский Л. Д., Причины эпизоотий некробациллезов в стадах северных оленей, Ветерин., 10, 1944.—15. Перцева Т. (Pertzewa T.), Zur Morphologie von Plagiotoma lambrici Duj., Arch. Protistenk., 65, 1929.—16. Полянский Ю. (Poljansky G.), Drei neue Infusorien aus dem Parenchim einiger Mollusken und Turbellarien. Arch. Protistenk., 52, 1925.—17. Полянский Ю. и Стрелков А., О влиянии фауны инфузорий рубца на рост жвачных, Тр. Петергофск. биол. ин-та, 13—14, 1935.—18. Россолимо Л., О новых и мало известных инфузориях Astomata из кольчецов русского Севера, Тр. Морск. пловуч. научн. ин-та, 3, 1928.—19. Россолимо Л., Паразитические инфузории кишечника олигохет — род Ptychostomum, Рус. арх. протист., 4, 1925.—20. Россолимо Л., Планктические инфузории Карского моря. Тр. Морск. плав. научн. ин-та, II, вып. 2, 1927.—21. Россолимо Л., Tintinnoidea планктона Черного моря, Арх. рус. протистол. об-ва, 1, 1934.—22. Стрелков А., Паразитические инфузории из кишечника непарнокопытных семейства Equidae (монография), Уч. зап. Гос. педагог. ин-та им. Герцена, XVII, 1939.—23. Стрелков А., Полянский Ю. и Исакова-Кео М., О путях заражения жвачных инфузориями, населяющими рубец и сетку, Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 42. 1933.—24. Студитский А. Н. (Studitsky A. N.), Über die Morphologie, Cytologie und Sytematik von Ptychostomum chattoni Rossolimo, Arch. Protistenk., 76, 1932.—25. Хейсин Е. М. (Cheissin E.), Infusorien Ancistridae und Boveridae aus dem Baikalsee, Arch. Protistenk. 73, 1931.—26. Хейсин Е. М., К морфологии и систематике байкальских паразитических инфузорий сем. Ptychostomidae, Тр. Байк. лимнол. ст., 2, 1932.—28. Хейсин Е. М. (Cheissin E.), Morphologische und systematische Studien aus dem Baikalsee, Arch. Protistenk., 70, 1930.—29. Хмызникова В. А., Зоопланктон южной и юго-восточной части Карского моря, Исслед. морей СССР, 24, 1936.—30. Экземплярская Е. В. (Eksemplarskaja E.), Morphologie und Cytologie von Anoplophrya sp. aus dem Regenwurmdarm, Arch. Protistenk., 73, 1931.

Sporozoa

1. Догель В. А., Кокцидии из семенников Clupeidae и их зоогеографическое значение, Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., LXVIII, вып. 4, 1940.—2. Догель В. А., Пресноводные Myxosporidia СССР, Определитель организмов пресных вод СССР Всесоюзн. ин-та оз.-речн. рыбн. хоз-ва, вып. IV, 1932.—3. Дьяконов А. М., Diplodina gonadipertha n. sp., новая неогамная грегарина, паразит гонад Cucumaria frondosa

(Günn.), Рус. арх. протистол., 2, 1923.—4. Федорова-Виноградова Т., Цикл развития грегарины Diplocystis phryganeae в связи с метаморфозом хозяина, Рус. арх. протистол., 3, 1924.—5. Хейсин Е. М., Кокцидии кролика (монография), Уч. зап. Гос. педагог. ин-та им. Герцена, 55, 1947.—6. Цветков В. Н. (Zwetkow V. N.), Eine neue Gregarinen Gattung Enterocystis ensis aus den Larven einer Eintagsfliege, Рус. арх. протистол., 5, 1926.—7. Цветков В. Н., К фауне грегарин насекомых Петергофа и окрестностей, Тр. Петергофск. естеств.-научн. ин-та, 6, 1929.

Почвенные простейшие

1. Беляева К. В., Ряд статей в Тр. Ак-Каванской опытно-оросит. ст., вып. 7, 1930.— 2. Бродский А. Л., Protozoa почвы и их роль в почвенных процессах (итоги исследований над почвенными простейшими Средней Азии), Бюлл. Средне-Аз. гос. ун-та, 20, № 3, 1935—3. Бродский А. Л., Современное состояние вопроса о роли простейших в почве, Природа, 1, 1935.—4. Бродский А. Л., Фауна простейших в почвах высокогорного Памира, Тр. Средне-Аз. гос. ун-та, нов. сер., I, 1945.—5. Голлербах М. М., К вопросу о составе и распространении водорослей в почве, Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. II, вып. 3, 1935.—6. Догель В. А., Современное состояние вопроса о почвенных простейших (и дополнение к этой статье), Изв. Гос. ин-та опытн. агрономии, IV, № 3 и 5—6, 1926.—7. Засухин Д. Н., Lebensbedingungen der Mikrofauna in Sandenschwemmungen der Flüsse und im Triebsand der Wüsten, Arch. Hydrobiol., XII, 1931.—8. Засухин Д. Н., Материалы к вопросу о микроорганизмах, обитающих в сыпучих песках Киргизских степей, Гидробиол. журн., IX, 1930.—9. Засухин Д. Н., Кабанов Н. М. и Неизвестнова Е. С., К изучению микроскопического населения наносных песков в русле реки Оки, Рус. гидробиол. журн., VI, 1927.—10. Лозина-Лозинский Л. К. и Мартынов П. Ф., Изучение активности и скорости распространения Protozoa и бактерий в почвах, Изв. Научн. мелиорат. ин-та, XX, 1930. То же в Soil science, XXIX, 1930.—11. Раммельмейер Е. С., К фауне почвенных простейших Каменно-Степной опытной станции, Тр. Ин-та с.-х. микробиол., IV, 1930.—12. Стрелков А. А., О почвенных простейших в опыте высушивания пара, Тр. Ин-та с.-х. микробиол., IV, 1930.

Морфология и цитология простейших

1. Алексеев А. Г. (Alexejeff A. G.), Nouvelles observations sur les Chondriosomes chez les Protozoaires, Arch. Protistenk., 65, 1929.—2. Богданович А. К. (Bogdanowicz A. K.), Ergebnisse mit der Nuclealfärbung bei einigen Rhizopoden, Ztschr. Zellforsch., 10, 1930.—3. Боева-Петрушевская Т. (Bojewa-Petruschewskaja T.), Cytoplasmatische Einschlüsse und Chondriosomen bei Balantidium elongatum Stein, Рус. арх. протистол., 7, 1928.—4. Вермель Е. (Wermel E.), Beiträge zur Cytologie der Amoeba hydroxena Entz., Рус. арх. протистол., 4, 1925.—5. Гаевская Н. С., К вопросу о роли пульсирующих и непульсирующих вакуолей у солеводных инфузорий, Рус. гидробиол. журн., 3, 1924.—6. Засухин Д. Н., Об эндоплазматических гранулах у Opalina ranarum, Рус. арх. протистол., III, 1925—7. Засухин Д. Н., Условия обитания, строения и развития Entamoeba blattae (Bütschli) Leidy (1879), Рус. арх. протистол., VIII, вып. 3—4, 1929.—8. Имшенецкий А. А., Строение бактерий, АН СССР, 1940.—9. Казанцев В. (Kazancev V.), Beitrag zur Kenntnis der Grosskerne der Ciliaten, Тр. Особ. зоол. лаб. АН СССР, сер. 2, 11, 1927.—10. Кольцов Н. К., Организация клетки, Биомедгиз, 1936.—11. Крашенинников С. М., Chilodonella cyprini Moroff та поширення цього виду на Україні. Тр. Н.-д. інстит. рыбн. господ. Україн., 4, 1939.—12. Крашенинников С., Спостереження над будовою ядерного аппарата Chilodonella cyprini та Blepharisma sp., Тр. Інстит. зоол. та биолог., X, 1936.—13. Левинсон Л. Б., Морфология и развитие Boveria zenkevitchi sp. n., Зоологический журнал, XX, вып. 1, 1941.—14. Насонов Д. (Nassonow D.,), Der Excretionsapparat (Kontraktile Vakuole) der Protozoa, als Homologen des Golgishen Apparats der Metazoanzellen, Arch. Microskop. Anat. u. Entwicklungsmech., 103, 1924.—15. Пешковская Л. (Peschkowsky L.), On the biology and morphology of Climacostomum virens, Рус. арх. протистол., 7, 1928.— 16. Пешковская Л. (Peschkowsky L.), Skelettgebilde bei Infusorien, Arch. Protistenk., 57, 1917.—17. Пешковская Л. (Peschkowsky L.), Zur Morphologie von Dileptus gigas und Loxophyllum meleagris, Arch. Protistenk., 73, 1931.—18. Полянский Ю. и Петрушевский Ю. (Poljansky G. u. Petruschewsky G.), Zur Frage über die Structur der Cyanophyceenzelle, Arch. Protistenk., 67, 1929.—19. Роскин Г. (Roskin G.), Die Cytologie der Kontraktion der glatten Muskelzellen, Arch. Zellforsch., 17, 1923.—20. Роскин Г. (Roskin G.). La structure des myonèmes des infusories, Bull. Biol. France — Belgique, 1923.—21. Роскин Г. (Roskin G.), Über die Axopodien der Heliozon und die Greiftentakeln der Ephelotidae, Arch. Protistenk., 52, 1925.—22. Роскин Г. и Левинсон Л. (Roskin G. und Levinson L.), Die Kontraktilen und Skelettelemente der Protozoen. I.

Die Kontraktile und Skelettapparat der Gregarinen (Monocystidae), Arch. Protistenk., 66, 1929.—23. Румянцев А. В., Исследования строения протоплазмы Rhizopoda, Тр. Н.-и. ин-та зоол., I, 1925.—24. Румянцев А. В., Наблюдения над строением хромодиальной субстанции у Difflugia pyriformis, Арх. Рус. протистол. об-ва, 1, 1922.—25. Румянцев А. и Вермель Е. (Rumjanzew A. u. Wermel E.), Untersuchungen über den Protoplasmabau von Actinosphaerium eichorni, Arch. Protistenk., 52, 1925.

Цитофизиология

1. Барбарин В. В., Изменение чувствительности у Paramaecium caudatum при голодании, Уч. зап. Ленингр. гос. педаг. ин-та им. Герцена, 30, 1940.—2. Барбарин В. В., Факторы, определяющие баланс жира и гликогена у Paramaecium caudatum. Сообщение I, II, III, Биолог. журн., 6, вып. 4, 1937; 7, вып. 2, 1938.—3. Барбарин В. В. и Соловьева Л. М., Изменение интенсивности дыхания у Bursaria truncatella при действии голода и цианидов, ДАН СССР, 31, № 1, 1941.—4. Громова Е. Н., Влияние внешних факторов на структуру макронуклеуса Paramaecium caudatum, Зоологический журнал, 20, вып. 2, 1941.—5. Догель В. А., Как и чем питаются инфузории, паразитирующие в кишечнике копытных животных, Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 54, вып. 2, 1925.—6. Догель В. и Гнездилов В., К вопросу о питании Balantidium coli, Сб. работ, посвящ. 25-летию научн. работы Е. Н. Павловского, 1935.—7. Догель В. А., Исакова-Кео М. М., Стрелков А. А., Влияние солей на пищеварительные процессы у инфузорий, Тр. отд. с.-х. микробиол. Ин-та опытн. агроном., 3, 1928.—8. Жинкин Л. Н., Жир и причины его образования у инфузории Stentor polymorphus Erby, Тр. Петергофск. естеств.-научн. ин-та, 6, 1929.—9. Кедровский Б. В., Белковая структура клеточного тела, АН СССР, 1946.—10. Кедровский Б. В. (Kedrowsky B. W.), Die Stoffaufnahme bei Opalina ranarum, Protoplasma, 14, 1931.—11. Кедровский Б. В., О путях движения веществ в клетке, Усп. совр. биол., 3, № 3, 1934.—12. Литвер Г. (Litwer G.), Der Einfluss von geringen Dosen der Ultraviolettstrahlen auf die Stabilität des Sporulationszyclus bei Kaninchencoccidien, Arch. Protistenk., 85, 1935.—13. Лозина-Лозинский Л. К. (Losina-Losinsky L. K.), Zur Ernährungsphysiologie der Infusorien: Untersuchungen über die Nahrungsauswahl und Vermehrung bei Paramaecium caudatum, Arch. Protistenk., 74, 1931.—14. Макаров П. В. (Makarov P. W.), Experimentelle Untersuchungen an Protozoen mit Bezug auf das Narkosenproblem, Protoplasma, 24, 1935.—15. Макаров П. В., О соотношении между витальной окрашиваемостью макронуклеуса простейших и его ультрамикроскопической структурой, Арх. анатом., гистол., и эмбриол., 25, № 1, 1940.—16. Манусова М. В., Сезонные изменения жира и гликогена в природных условиях у Condylostoma vorticella, Frontonia leucas и Loxodes striatus, Зоологический журнал, 18, № 3, 1939.—17. Насонов Д. Н. (Nassonov D.), Vitalfärbung des Makronucleus aerober und anaerober Infusorien, Protoplasma, 17, № 2, 1932.—18. Насонов Д. Н. и Александров В. Я., Реакция живого вещества на внешние воздействия, АН СССР, 1940.—19. Остроумов В. Г., Строение и биология Nyctotherus ovalis Leidy, Рус. арх. протистол., 1, 1923.—20. Помряскинская Н. А., Наблюдения над цистами брюхо-ресничной инфузории Oxytricha hymenostoma Stein, Уч. зап. Ленингр. гос. педагог. ин-та им. Герцена, 30, 1940.—21. Раммельмейер Е. С. (Rammelmeyer E. S.), Zur Frage über die Glycogendifferenzierung bei Paramaecium caudatum, Arch. Protistenk., 51, 1925.—22. Роскин Г. И., Изоэлектрические пункты клеток и их изменение в норме, развитии и патологии, Усп. совр. биол., 22, вып. 2/5, 1946.—23. Роскин Г. И., Распределение рибонуклеиновой кислоты в плазме и ядрах различных клеток, ДАН СССР, 49, № 4, 1945.—24. Роскин Г. И. и Гинзбург А. С., Базофилия протоплазмы простейших и ее связь с нахождением в клетке зимонуклеиновой кислоты, ДАН СССР, 43, № 3, 1944.—25. Роскин Г. И. и Гинзбург А. С., Зимонуклеиновая кислота протозойной клетки, ДАН СССР, 42, № 8, 1944.—26. Роскин Г. И. и Левинсон Л. Б. (Roskin G. I. u. Levinson L. B.), Die Oxydasen und Peroxydasen bei Protozoa, Arch. Protistenk., 56, 1926.—27. Роскин Г. И. и Семенов В. Е., Изучение окислительно-восстановительных процессов клетки, Арх. анат., гистол., эмбриол., 12, № 1, 1933.—28. Семенов В. Е., Изучение фаз фагоцитоза у Entamoeba histolytica Шаудина, Бюлл. экспер. биол. и медиц., 4, вып. 3, 1937.—29. Трофимович В. П., Действие цианистого калия и метиленблау на жизнедеятельность инфузории Paramaecium caudatum, Биол. журн., 5, № 3, 1936.—30. Хейсин Е. М., О фагоцитозе эритроцитов дизентерийной амебы Entamoeba histolytica и о факторах, влияющих на этот процесс, Тр. Ленингр. ин-та эпидемиол. и бактер., 3, 1937.—31. Хейсин Е. М., Строение ооцисты и проницаемость ее оболочек у кокцидий из кролика, Тр. Ин-та Пастера, 2, 1935.—32. Хейсин Е. М. (Cheissin E. M.), Vom Einfluss anaerober Bedingungen auf verschiedene Sporulationsstadien der Oocysten von Eimeria magna und Eimeria stiedae, Arch. Protistenk., 85, 1935.—33. Хейсин Е. М. и Дмитриева Е. К., Влияние солей на цисты Entamoeba histolytica, Тр. Ин-та Пастера, 2, 1935.—34. Цингер Я. А. (Zinger J. A.), Beobachtungen an Fetteinschlüssen bei einigen Protozoa,

Arch. Protistenk., 81, 1933.— 35. Цингер Я. А., Материалы к морфологии и цитологии пресноводных инфузорий, Рус. арх. протист., 8, 1929.— 36. Шубникова Е., Рибонуклеиновая кислота в цикле жизни протозойной клетки, ДАН СССР, 55, № 6, 1947.

Размножение и жизненные циклы простейших

1. Барбарин В. В. и Соловьева Л. М., Дыхание инфузории Bursaria truncatella при конъюгации и при инцистировании, ДАН СССР, 55, № 7, 1947.— 2. Богданович А. К. (Bogdanowicz A. K.), Über die Konjugation von Loxodes striatus und L. rostrum, Zool. Anz., 87, 1930.—3. Горбунов Г. П., Чувствительность Paramaecium caudatum к хинину на разных этапах ее онтогении, Биол. журн., 6, вып. 2, 1937.—4. Догель В. А. (Dogiel V. A.), Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien (speziell bei den Ophryoscoleciden), neue Tatsachen und theoretische Erwähgungen, Arch. Protistenk., 50, 1925.—5. Иловайский С. А. (Ilowaisky S. A.), Material zum Studium der Cysten der Hypotrichen, Arch. Protistenk., 54, 1926.—6. Коваленок А., Чувствительность Paramaecium caudatum к токсическим агентам на различных этапах ее онтогении, ДАН СССР, 48, № 6, 1945.— 7. Маркова Т. Г., Физиологические особенности Paramaecium caudatum различного возраста, Зоологический журнал, 24, вып. 1, 1945.—8. Михельсон Е. (Michelson E.), Existenzbedingungen und Cystenbildung bei Paramaecium caudatum, Arch. Protistenk., 61, 1928.—9. Настюкова О. К., Влияние конъюгации на чувствительность к акрихину P. caudatum, Бюлл. эксп. биол. и мед., 7, № 2—3, 1939.—10. Пешковская Л. С., Изменения ядерного аппарата Climacostomum virens при конъюгации, Биол. журн., 5. вып. 2, 1936.—11. Полянский Ю. И. (Poljansky G. J.), Geschlechtsprozesse bei Bursaria truncatella, Arch. Protistenk., 81, 3, 1934.—12. Полянский Ю. И. и Стрелков А. А., Половые процессы у Entodinium caudatum Stein, Зоологический журнал, 17, вып. 1, 1938.—13. Соловьева Л. М., Изменение чувствительности к некоторым внешним факторам на разных стадиях конъюгации у Bursaria truncatella, Зоологический журнал, 25, вып. 1, 1946.—14. Трофимович В. П., Действие KCN и метиленблау на жизнедеятельность инфузории Paramaecium caudatum, Биол. журн., 5, вып. 3, 1936.—15. Фурсенко А. В. (Fursenko A. B.), Lebenscyclus und Morphologie von Zoothamnium arbuscula Ehrbg. (Infusoria, Peritricha), Arch. Protistenk., 67, 1929.—16. Хейсин Е. М., Продолжительность жизненного цикла у кокцидий кролика, ДАН СССР, 52, № 6, 1946.

Генетика и экспериментальная систематика и видообразование у простейших

1. Гаузе Г. Ф. (Gause G. F.), Experimentelle Untersuchungen über die Konkurenz zwischen Paramaecium caudatum und Paramaecium aurelia, Arch. Protistenk., 84, H. 1, 1935.—2. Гаузе Г. Ф., Исследование по естественному отбору у простейших. I. Приспособление Paramaecium aurelia к повышению солености среды, Зоологический журнал, 18, вып. 4, 1939.—3. Гаузе Г. Ф., Исследование по естественному отбору у простейших. IV. Наблюдения над стабилизирующим отбором в культурах солоноватоводных инфузорий рода Euplotes, Зоологический журнал, 19, вып. 3, 1940.—4. Гаузе Г. Ф., Исследования над борьбою за существование в смешанных популяциях, Зоологический журнал, 14, 1935.—5. Гаузе Г. Ф., Роль приспособления в естественном отборе, Журн. общ. биологии, 1, № 1, 1940.—6. Гаузе Г. Ф., Экологическая приспособленность, Усп. совр. биол., 14, вып. 2, 1941.—7. Гаузе Г. Ф., Настюкова О. К. и Алпатов В. В., Влияние биологических изменений среды на рост смешанной популяции Paramaecium caudatum и Paramaecium aurelia, Зоологический журнал, 13, вып. 4, 1934.—8. Догель В. А. (Dogiel V.), Polymerisation, als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoen, Biol. Zbl., 49, H. 8, 1929.—9. Киль С. Г., Экспериментальное исследование изменчивости Diplodinium dentatum (Infusoria, Ophryoscolecidae), Уч. зап. Ленингр. гос. педагог. ин-та им. Герцена, 30, 1940.—10. Олифан В. И., Изменчивость P. caudatum при длительном воздействии разных температур, Биол. журн., 4, вып. 6, 1935.—11 Орлова А. Ф., Длительные модификации у Paramaecium caudatum и P. multimicronucleatum, Зоологический журнал, 20, вып. 3, 1941.—12. Полянский Ю. И. и Стрелков А. А., Экспериментальные исследования изменчивости некоторых Ophryoscolecidae, Тр. Петергофск. биол. ин-та, 16, 1938.—13. Смарагдова Н. П., Географическая изменчивость парамеций и роль стабилизирующего отбора в происхождении географических различий, Журн. общ. биол., 2, № 1, 1941.—14. Смарагдова Н. П., Исследование по естественному отбору у простейших. III. Естественный отбор в популяциях Paramaecium bursaria, Зоологический журнал, 19, вып. 2, 1940.—15. Смарагдова Н. П. и Гаузе Г. Ф., Исследования по естественному отбору у простейших. II. Сравнительный анализ приспособления Paramaecium caudatum к повышению солености среды и к растворам хинина. Зоологический журнал, 18, вып. 4, 1939.—16. Хейсин Е. М., Изменчивость ооцист Eimeria magna, Зоологический журнал, 26, № 1, 1947.—17. Хейсин Е. М. и Пик-Левонтин Э. М., Интродукция различных линий Balantidium coli из человека и свиньи в кишечник нового хозяина (крысы), Зоологический журнал, 25, вып. 2, 1946.—18. Швейер А. В., Простейшие как «половые клетки-организмы», многоклеточные как «соматические организмы» с половыми клетками, Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., 54, 1925.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 5

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ И ОБЩЕЙ АКАРОЛОГИИ В СССР

А. А. ЗАХВАТКИН

Институт зоологии Московского государственного университета

История зоологии показывает, что оформление ее частных разделов в самостоятельные научные дисциплины неизменно происходит под давлением практики, стимулируется ею и ею же направляется по определенному руслу.

Действительно, всякая группа животных, приходящих в соприкосновение с жизненными интересами человека, рано или поздно становится объектом самостоятельного, всестороннего изучения, вырастающего со временем в отдельную отрасль зоологической науки. И независимо от того, каковы вкусы и увлечения момента — направлены ли они, как сейчас, в сторону экспериментального метода, или же, как раньше, в сторону описательного,— изучение таких практически важных групп всегда идет в классических формах «описательной», конкретной зоологии, специфическими для нее методами и на ее богатой идейной основе. В этом большое счастье для зоологии в целом, причина того, что ее развитие продолжает итти своим нормальным ходом, не сбиваясь с главного своего пути и не теряя своей «подлинной души», как хорошо говорил Дарвин,— присущей ей морфологической направленности.

В самом деле, сейчас нередко можно слышать, что так называемые описательные науки — морфология и систематика — дело прошлого, что заниматься ими сейчас — анахронизм, что настоящее и будущее принадлежат одному только эксперименту. Между тем трезвый голос практики решительно восстает против такой односторонности. Практика не только поддерживает интерес к описательному изучению животного мира, но и обязывает к его расширению и углублению, ставит перед ним важнейшие новые задачи и широко пользуется его результатами.

Яркой иллюстрацией этого положения может послужить развитие любой, в сущности, отрасли конкретной зоологии — хотя бы ихтиологии, энтомологии или самой молодой из них — науки о клещах, акарологии.

Вызванная к жизни соединенными запросами медицины и сельского хозяйства, акарология испытывает в наше время невиданный, можно сказать, расцвет. Всем известны крупнейшие успехи, достигнутые ею в области медицины, где она, в руках акад. Е. Н. Павловского и выпестованной им школы советских паразитологов, заняла ведущее место в паразитологии и в заново созданном учении о трансмиссивных заболеваниях человека. И если советская наука по праву может гордиться достижениями медицинской акарологии, то и другие ее направления развиваются сейчас у нас не менее интенсивно и подчас далеко оставляют за собой сегодняшний уровень зарубежной науки.

Не будет преувеличением сказать, что русская акарология почти целиком принадлежит советской эпохе. В прошлом веке наша оригинальная литература о клещах исчерпывалась буквально единичными работа-

ми, не занявшими, при всех своих достоинствах, заметного места в истории зоологии. Это — ранние работы Заленского (1869) по развитию нескольких Prostigmata и замечательная эмбриологическая монография Ю. Вагнера о Boophilus calcaratus (Bir.) (1894), остающаяся и сейчас непревзойденным образцом точности и вдумчивости исследования. Однако в те времена клещи еще были так мало известны и казались столь далекими от жизненных интересов человека, что их изучение шло от случая к случаю и не могло еще иметь хоть сколько-нибудь самостоятельного интереса; оно проводилось только в общезоологическом порядке, в целях уяснения места клещей в системе и проверки приложимости к ним общих принципов сравнительной морфологии.

В первые десятилетия XX в. отношение к клещам в корне изменилось. Бурное развитие медицины и сельского хозяйства показало со всей очевидностью, насколько велика роль клещей как вредителей культурных растений и запасов и в качестве переносчиков и возбудителей заболеваний человека и домашних животных. Наряду с этим стало выясняться их колоссальное систематическое и биологическое разнообразие, численное обилие в любых средах обитания и огромный удельный вес в экономии природы. Благодаря этому изучение клещей двинулось полным ходом, возникла громадная специальная литература, и акарология прочно встала на путь прогрессивного развития, приобретая все больше адептов и завоевывая все более заметное место в конкретной и прикладной зоологии.

Ее развитие, однако, успешно шло тогда только за рубежом. Русские ученые не принимали в нем ощутимого участия и не дали за весь этот период ни одной вполне оригинальной работы о клещах. Ответом на все возраставшие запросы практики были преимущественно компилятивные статьи, вроде известной брошюры И. А. Порчинского «Важнейшие клещи, встречающиеся в зерне и муке», изданной в 1914 г. в Трудах Бюро по энтомологии, работы И. В. Васильева о паутинных клещах, опубликованной в той же серии (1910), или сводки Д. М. Россинского о галообразующих клещах. Характерно, что и обработка фаунистических сборов по клещам, добываемых различными зоологическими экспедициями, осуществлялась в то время исключительно иностранными специалистами. Вместе с тем, не проводилось и работ анатомо-эмбриологического направления. Таким образом, существовавшее тогда положение характеризовалось большим отставанием этого раздела нашей науки, по сравнению с его уровнем на Западе и в США и с теми требованиями, какие предъявлялись самой жизнью. Поэтому, было бы большой натяжкой говорить о существовании у нас в дореволюционное время хоть сколько-нибудь оформившегося акарологического направления в зоологии.

Оживление началось лишь после Великой Октябрьской социалистической революции. С начала 20-х годов, в связи с общим развертыванием научно-исследовательской работы в нашей стране, с одной стороны, началось планомерное количественное изучение всей наземной фауны беспозвоночных, впервые охватившее и клещей (Догель, 1923; Владимирский, 1925; работы пермской школы В. Н. Беклемишева — Баскиной и Фридман, 1926; Бойцовой, 1930) и, с другой,— намного усилилось внимание к изучению вредителей сельского хозяйства. Начавшееся теперь у нас поступательное движение акарологии уже не замирало ни на миг и, постепенно наращивая темпы, стало охватывать одно направление исследования за другим. Пошла в гору медицинская акарология и возникла сельскохозяйственная. Решающее воздействие на развитие последней оказала коренная реконструкция сельского хозяйства, осуществленная за годы сталинских пятилеток: она поставила перед зоологией в целом и акарологией в частности большие и неотложные задачи

и, требуя от науки их скорейшего разрешения, способствовала вместе с тем созданию всех необходимых для этого условий.

Одной из таких больших задач, поставленных перед акарологией социалистическим сельским хозяйством, была защита его продукции от разрушительной деятельности амбарных клещей. Известно, что эти вредители приобрели исключительное народнохозяйственное значение в начале 30-х годов, когда, в результате коллективизации и механизации сельского хозяйства, объем его продукции возрос до такой степени, что вопрос о сохранении собранного урожая получил небывалую дотоле остроту. При этом пришлось столкнуться с тем, что существовавшие знания об этих клещах были совершенно недостаточны для того, чтобы на них можно было базировать новые меры профилактики и борьбы (необходимость в которых непосредственно вытекала из сложившейся новой обстановки), и фактически неверны.

Особенно ярко это сказалось в отношении вопроса об источниках и путях заражения клещами нового урожая. По общепринятому тогда мнению, хлебные клещи считались исключительно синантропными, амбарными животными, обитающими только в складских помещениях и совершенно не встречающимися в природных, полевых условиях. На основе этой концепции строились и все практические мероприятия по борьбе с клещами, направлявшиеся исключительно на дезинсекцию складских помещений перед ссыпкой туда урожая и на газирование зерна, когда оно все же оказывалось зараженным. Между тем с мест стали поступать многочисленные сигналы о нахождении хлебных клещей в полевой обстановке — в стерне, соломе и в других растительных остатках, а также и в еще не складированном зерне нового урожая. Более того, было установлено, что хлебные клещи, вынесенные из амбара в поле, не погибают, а наоборот, прекрасно себя там чувствуют. Таким образом, создалась весьма неопределенная и трудная обстановка, явно требующая вмешательства науки.

В 1934 г. за решение указанных вопросов взялась лаборатория энтомологии Московского государственного университета, руководившаяся в то время акад. Н. М. Кулагиным. Первым должен был быть решен вопрос об источниках и путях заражения зерна клещами, о том, возможно ли оно еще до поступления урожая на хранение, и каково тут влияние различных способов его уборки. С этой целью сотрудниками лаборатории были проведены обширные полевые обследования и опытные работы в различных районах Союза: в Башкирии, на Северном Кавказе и в Ивановской области. В результате этих работ был твердо установлен факт широчайшего распространения хлебных клещей в полевых условиях, наличия тут многочисленных их резерваций и постоянной циркуляции клещей из хранилищ в поле и обратно, обеспечиваемой использованием ими разнообразнейших средств расселения. Вместе с тем были выяснены те моменты, при которых зерно может подвергнуться заражению на своем пути с поля в амбары, и были намечены простые хозяйственные мероприятия, препятствующие его заражению (Родионов, 1934, 1935, 1937б; Родионов и Захваткин, 1935; Захваткин, 1936).

При проведении этих работ исследователи впервые столкнулись с большой и разнообразной полевой фауной Tyroglyphoidea, остававшейся ранее совершенно неизвестной. Наряду с этим, в ходе работ сразу же стало ясным, что имевшиеся представления о видовом составе этих клещей, живущих в запасах и вредящих им, совершенно не соответствуют действительности. Оказалось, что в амбарах и складах обитают не три вида хлебных клещей, как это было принято считать, а целая обширная их фауна, состоящая из нескольких десятков видов, в значительной своей части еще не известных науке. Эти обстоятельства и, в частности, необходимость безошибочного узнавания вредных амбарных

видов при встрече с ними в полевой обстановке вызвали необходимость в интенсивной разработке систематики Tyroglyphoidea (а также всюду сопутствующих им хищных амбарных клещей семейства Cheyletidae). Их изучение оказалось весьма затрудненным тем, что эта группа не пользовалась ранее достаточным вниманием зарубежных исследователей, а наши ученые еще совершенно не занимались ею. В результате этого, систематика Tyroglyphoidea находилась в совершенно неудовлетворительном, можно даже сказать, хаотическом состоянии. Дело не ограничивалось неопределенностью родовых и других надвидовых категорий системы и неясностью их взаимоотношений; не были установлены и критерии видовой диагностики, приемы четкого различения реальных, существующих в природе видов. Тут сказалось со всей очевидностью характерное и обычное положение, что тот уровень систематической проработанности группы, каким довольствовалась «чистая» зоология, являлся абсолютно недостаточным для ее применения к практике. Таким образом, выполнение заданий последней потребовало коренной перестройки всей систематики Tyroglyphoidea, начиная с переоценки низших таксономических единиц (путем изыскания более тонких и диагностически чувствительных методов их различения) и кончая ревизией самых высших (упорядочение разделения группы на семейства). Хорошей иллюстрацией масштаба и характера тех изменений, которые пришлось сюда внести, может служить пример так называемого Tyroglyphus mycophagus авторов. Он оказался при детальном изучении конгломератом из пяти видов, относящихся к двум разным родам, причем его амбарный, сильно вредящий представитель должен был быть признан за новый вид (Caloglyphus rodionovi A. Z.). Другой аналогичный пример дал «удлиненный» амбарный клещ — Tyrophagus longior, распавшийся, при первом же прикосновении к нему более отточенного, чем обычно, морфологоэкологического исследования, на пять видов, два из которых оказались широко распространенными вредителями зерна (T. noxius A. Z. и T. perniciosus A. Z.) (Захваткин, 1935, 1936, 1937). То же самое показало и изучение амбарных хищных клещей (Кузин, 1940).

Одновременно с проведением работ по вопросам заражения зерна клещами было существенно важно дать работникам заготовительной и складской сети (в частности, Государственной хлебной инспекции) возможность правильно ориентироваться в видовом составе клещей, вредящих сельскохозяйственным продуктам, помочь им научиться отличать последних от многочисленных безвредных и более или менее случайных обитателей этих субстратов (очень часто ошибочно принимавшихся за вредных клещей). Это послужило стимулом к составлению и опубликованию целого ряда определителей и практических пособий (Захваткин, 1935, 1940; Родендорф, 1940).

Параллельно с развертыванием фаунистико-систематического изучения хлебных клещей в амбарах и в поле, в лаборатории энтомологии МГУ началось их всестороннее экспериментальное изучение. Оно велось всем коллективом сотрудников этой лаборатории во главе с З. С. Родионовым (и отчасти также и смежной лабораторией экологии проф. В. В. Алпатова) и имело исключительно важные практические результаты. В течение нескольких лет (1934—1940) были подробно изучены: влияние абиотических (температура, влажность, качество корма) и биотических факторов среды на различные виды клещей и различные стадии их развития (Родионов, 1935, 1937а, 1937б; Настюкова, 1935; Полежаев, 1938, 1940; Смарагдова, 1935; Козулина 1940; Родионов и Фурман, 1940; Смарагдова и Гаузе, 1937), биология хлебных клещей во всех ее аспектах, условия их массового размножения, качественный и количественный вред, наносимый ими запасам (Родионов, 1936, 1940), участие в распространении болезней зерна (Сигрианский,

1940), способы расселения (Козулина, 1936; Буланова, 1936), устойчивость к действию ядов (Смирнов и Полежаев, 1936), анатомия и физиология питания (Беккер, 1940) и многие другие вопросы. Все эти работы тесно увязывались с анализом хозяйственно-экологической обстановки, создающейся при хранении зерна и других сельскохозяйственных продуктов. Они базировались на единственно правильном представлении о зернохранилище, как о своеобразном биотопе, насыщенном жизнью и характеризующемся своим, специфическим для него экоклиматом, определяемым взаимодействием метеорологического режима хранилища с толщей зерна, на трактовке этой последней как среды особого типа, имеющей свои механические и микроклиматические особенности, и на динамическом представлении о населении амбаров и складов, как о биоценозе, обладающем определенным прошлым, настоящим и будущим.

Общим результатом всех этих работ явилось обоснование рациональной системы хозяйственных мероприятий по защите запасов от клещей, широко применяющейся теперь в практике. Сила этой системы заключается в том, что она направлена не столько к иллюзорному, в сущности, предупреждению попадания клещей в зерно, и не к столь же нереальному «стопроцентному» их истреблению, сколько к созданию и поддержанию на складах таких экологических условий, при которых массовое размножение клещей становится невозможным и они перестают быть опасными для зерна.

Таким образом, энергичное участие университетской науки в разрешении этой большой народнохозяйственной проблемы увенчалось полным и признанным успехом. Приведя к серьезным практическим результатам, оно вместе с тем обеспечило бурный прогресс акарологических исследований, развернувшихся теперь широким фронтом на всей территории Союза. В работу включились многочисленные научные институты и опытные учреждения страны, внесшие свой ценный вклад в дело изучения экологии хлебных клещей, их вредоносности и мер борьбы с ними (Романова и Ильинская, 1935; Романова, 1936; Новиенко, Тремль и др.; Соколов, 1936, и многие другие).

Большое развитие получили исследования по выяснению видового состава и экологии амбарной и особенно полевой фауны тироглифоидных клещей. Они были проведены в довоенные годы на Украине (Меленевский, 1939; Тремль и др.), в Смоленской (Волгин, 1939), Кировской области (Сорокин, 1940) и в Казахстане (Каменский, 1940). Эти работы подтвердили и уточнили уже сложившееся перед тем представление о повсеместном распространении хлебных клещей в полевых условиях и приблизили нас к пониманию его биогеографических закономерностей. Особый интерес представляет среди них работа студента МГУ А. Ф. Каменского (павшего смертью храбрых в 1941 г.), доказавшего наличие в целинных степях северного Казахстана обширной фауны хлебных клещей (включающей и такие их виды, как мучной клещ Tyroglyphus farinae L.), существующей здесь независимо от сельскохозяйственной деятельности человека и базирующейся, в основном, на гнезда грызунов. Таким образом, прояснился и вопрос о происхождении амбарного комплекса Tyroglyphoidea.

Обширные материалы, собранные при проведении этих и многих других аналогичных работ, поступали на определение в лабораторию энтомологии МГУ, ставшую общесоюзным центром изучения хлебных клещей. Богатство сосредоточившегося тут материала обеспечило возможность приступить к составлению монографической сводки по Tyroglyphoidea Палеарктики, которая и была вскоре напечатана в издании «Фауна СССР» (Захваткин, 1941). Опубликование этой сводки явилось реализацией успехов, достигнутых у нас в этом направлении и было

единодушно воспринято за границей как новое свидетельство ведущего положения, занятого советской акарологической наукой.

Сводка эта оказалась полезной и в том отношении, что намного облегчила самостоятельное изучение тироглифоидных клещей на местах и позволила включиться в него многим работникам периферии. Так, в последние годы была изучена местными силами фауна хлебных клещей Армении (Арутюнян, 1945) и Азербайджана (Халилова, 1947), о которой мы не имели до этого абсолютного никакого представления. Из последних работ в этой области особо должно быть отмечено монументальное исследование С. В. Сорокина о видовом составе и экологии амбарной и полевой фауны Tyroglyphoidea подзоны тайги Европейской части СССР. Выполненная с небывалой еще в акарологии обстоятельностью, на громадном фактическом материале, эта работа оставляет далеко за собой все, что когда-либо делалось в этом направлении не только за границей, но даже и у нас.

Итак, широкое и всестороннее изучение хлебных клещей в нашем Союзе не только позволило разрешить проблемы большой практической важности, но и привело к развертыванию сил советской акарологии и занятию ею ведущего положения в еще одном ее направлении.

Это сельскохозяйственное направление акарологии успешно развивалось у нас и по ряду других линий. Очень многое было сделано и продолжает делаться и сейчас, в области изучения второй по своей хозяйственной значимости группы клещей — паутинных клещиков (Tetranychidae). Как известно, Tetranychidae являются очень серьезными вредителями хлопка и многих других технических культур, огородных и садовых культур, городских зеленых насаждений. Поэтому их систематическое и биоэкологическое изучение ведется во всех странах с большой интенсивностью, что привело к созданию обширнейшей специальной литературы. Еще не так давно русские работы занимали в ней скромное и малозаметное место. Однако начиная с конца 20-х годов эти клещи стали привлекать к себе и у нас все большее и большее внимание, что имело своим результатом появление все увеличивавшегося числа работ по их биоэкологии, экономическому значению и мерам борьбы с ними. Особенно плодотворно шла эта работа в Средней Азии; здесь были проведены исследования большого масштаба, опубликованные в длинном ряде статей и в виде нескольких крупных работ монографического характера (Пионтковский, 1930; Коробицын, 1940; Вассер, 1937, 1938; Степанцев, 1936, 1937, и многие другие). К сожалению, эти работы долгое время велись без достаточного внимания к вопросам систематики Tetranychidae, что имело своим следствием неопределенность и противоречивость многих из полученных видов, трудность их согласования с литературными данными и т. д. Иначе говоря, здесь еще раз сказалась справедливость того положения, что всякая экспериментальная, а тем более прикладная работа должна строиться на строжайшей систематической базе, на основе безошибочного различения изучаемых вредных форм и учета того факта, что крупнейшие биоэкологические различия могут иметь ничтожное и трудно уловимое морфологическое выражение.

Создавшееся положение стало выправляться только с 1936—1937 гг., когда А. А. Угаров и В. В. Никольский начали приводить в порядок запутанные и трудные вопросы систематики наших паутинных клещей. При этом опять оказалось, что вредящие у нас виды являются в своем большинстве еще не описанными формами. Так, хлопковый «чор», известный каждому дехканину, был признан за новый для науки вид и описан только что упомянутыми авторами под именем Eotetranychus turkestani. Правда, такая трактовка его встретила серьезные возражения (Рекк, 1941) и не может еще считаться окончательной, так как отношения этого вида к повсеместно распространенному T. urticae C. L. Koch пока еще не вполне ясны; однако она очень правдоподобна, а име-

ющиеся неясности объясняются все же недостаточной еще точностью применяемых здесь методов исследования.

Во всяком случае имевшееся ранее отставание от зарубежного уровня систематических и биоэкологических знаний о паутинных клещах теперь следует считать преодоленным. В отношении же их анатомического изучения у нас имеются крупные достижения, олицетворяемые превосходной работой Э. Г. Беккера о строении ротового аппарата Tetranychidae (Беккер, 1935) и его же исключительно интересным исследованием о строении и функциональных особенностях их пищеварительного аппарата (Беккер, 1947).

Помимо Tetranychidae, хорошо изучались у нас и клещи других групп, вредящие сельскому хозяйству, например земляничный клещ (Tarsonemus palidus Banks; Савздарг), луковичный клещ (Rhizoglyphus echinopus F. et R.; Попов, 1929, и др.) и своеобразный паразит пчел — Acarapis woodi Hirst (Перепелова, 1940).

Особого внимания заслуживает еще одно, недавно только возникшее направление прикладной акарологии — изучение панцырных клещей (Oribatei) как промежуточных хозяев гельминтов. Начало ему положил в 1937—1938 гг. американский гельминтолог Стенкард своими работами по биологии цестод из отряда Anoplocephalata и, в частности, Moniezia expansa. Известно, что жизненный цикл мониезии, являющейся одним из самых опасных и распространенных паразитов овец, упорно не поддавался расшифровке в течение многих десятилетий. Все многочисленные попытки найти промежуточных хозяев мониезии неизменно оканчивались неудачей; не удавалось нащупать таковых и для остальных Anoplocephalata — громадной группы цестод, включающей и многих других первостепенных вредителей животноводства. Между тем незнание промежуточных хозяев и вообще жизненного цикла этих гельминтов препятствовало выяснению эпизоотологии вызываемых ими заболеваний и разработке практических мероприятий по их профилактике.

Исследованиями Стенкарда было установлено, что промежуточными хозяевами мониезии являются пастбищные орибатиды и, более конкретно, в условиях США, два их представителя: Galumna emarginatus Banks и G. nigra Ew. В 1939 г. тем же автором был расшифрован цикл другой аноплоцефалиды — паразита кроликов Cittotaenia ctenoides, промежуточными хозяевами которого также оказались различные орибатиды. Таким образом, эта большая группа клещей, известная ранее только своим разнообразием и беспримерным обилием в почти любых биотопах, неожиданно приобрела крупный интерес с ветеринарной точки зрения.

В 1939 г. работы по изучению цикла мониезии, а затем и других хозяйственно важных Anoplocephalata, были начаты у нас Всесоюзным институтом гельминтологии им. акад. К. И. Скрябина и сразу же привели к целому ряду блестящих достижений. Уже в 1940 г. В. А. Потемкиной удалось выяснить, что промежуточными хозяевами мониезии являются в наших условиях Galumna obvius Berl. и Scheloribates laevigatus C. L. Koch (Потемкина, 1940). Ею же было установлено, что аналогичную роль в цикле других овечьих аноплоцефалид — Moniezia benedeni и Thysaniezia ovilla — играют те же виды клещей плюс Scheloribates latipes Koch. Одновременно с этим Башкирова (1941) расшифровала циклы целого ряда важнейших паразитов лошадей — Anoplocephala perfoliata, A. magna и Paranoplocephala mamillana, промежуточными хозяевами которых также оказались орибатиды Galumna obvius, G. nervosus Berl., Achipteria sp., виды Scheloribates и Adoristes ovatus C. L. Koch. Несколько позднее, А. П. Солдатова выяснила необычайно сложный цикл еще одной аноплоцефалиды — Mesocestoides lineatus,— весьма патогенного паразита серебристо-черных лисиц и ряда других хищников. В этом случае первым промежуточным хозяином тоже служат

панцырные клещи — те же Scheloribates, Punctoribates и особенно Trichoribates.

Таким образом, за очень короткий срок советскими исследователями были разгаданы циклы целых семи видов аноплоцефалид и точно установлены их промежуточные хозяева. При этом выяснилось, что в круг последних вовлечены не только представители семейства крылатых панцырных клещей (Galumnidae), как это первоначально предполагалось, но также целого ряда других, в том числе и систематически далеких от галумнид.

Развитие этих работ поставило перед акарологией новые задачи. Прежде всего их следовало обеспечить службой определения, а затем и подвести под них биоэкологический фундамент. Для этого стало необходимым серьезно заняться фаунистикосистематическим изучением пастбищных орибатид в районах наибольшего распространения аноплоцефалидозов домашних животных. Надо было заняться их биологией, стациальным размещением, миграциями и рядом других вопросов, непосредственно связанных с эпизоотологическим значением этих клещей и могущих, в конечном счете, привести к уяснению условий и путей заражения скота гельминтами и созданию мероприятий по борьбе с этой опасностью.

Фаунистикосистематическое изучение Galumnidae, а затем и других семейств Oribatei было начато тогда же лабораторией энтомологии МГУ и имело своим первым результатом составление пособий к изучению и, в частности, определению панцырных клещей (Захваткин, 1940). Нужда в них была очень велика, так как работы в этой новой области гельминтологии стали широко развертываться и на периферии, а русской литературы по орибатидам практически не существовало. Однако наступившая война прервала на несколько лет исследовательскую работу в этом направлении. Она стала возрождаться только сейчас и, повидимому, имеет теперь шансы развиваться более интенсивно. Здесь пришлось столкнуться с тем же положением, что и при изучении хлебных клещей: с сильным отставанием существующего уровня изученности Oribatei. Особенно это сказалось в отношении фауны орибатид основных животноводческих районов Союза (например, Казахстана), оказавшейся резко отличной от относительно хорошо известной среднеевропейской фауны и состоящей почти целиком из еще не известных науке форм. Так, в недавно выполненной Г. Криволуцкой (1947) работе о фауне Galumnidae пастбищ Казахстана было установлено, что из пяти найденных здесь видов только один (Galumna obvius) был известен раньше, а все остальные являются новыми.

Не лучше была известна и биология панцырных клещей, все сведения о которой исчерпывались немногими данными Майкля (Michael), относящимися к 80-м годам прошлого века. Ее изучением занялась в ВИГИС А. П. Солдатова, давшая первую во всей мировой литературе предмета обстоятельную работу по этому вопросу. Солдатовой впервые удалось точно установить сроки и общую продолжительность индивидуального развития четырех важнейших видов Oribatei: Galumna obvius, G. nervosus и обоих распространеннейших видов Scheloribates, выяснить плодовитость этих видов и открыть неизвестный ранее факт необычайной долговечности их имагинальной стадии; оказалось, что они живут, даже в лабораторных условиях, много больше года (не менее 15—16 месяцев). Таким образом, стало понятным, что беспримерное обилие орибатид во множестве наземных биотопов и, в частности, на пастбищах (где они составляют до 75—90% всего населения беспозвоночных), при преобладании в популяциях этих клещей половозрелых форм, в значительной мере объясняется сосуществованием тут многих их генераций, развивающихся относительно быстро (46—114 дней), но живущих зато длительное время в имагинальном состоянии. Эти

биологические особенности орибатид, в совокупности с их повсеместной распространенностью, способностью к значительным вертикальным миграциям по траве и большой многоядностью — создают то неповторимое сочетание обстоятельств, которое одно может обеспечить целой обширной группе цестод (Anoplocephalata) возможность успешного осуществления их сложного жизненного цикла и массовое заражение ими домашних животных. На очереди — дальнейшее углубление этих работ и проведение качественных и количественных обследований фауны пастбищных орибатид, имеющее в перспективе научное обоснование профилактических мер борьбы с аноплоцефалидозами.

Итак, выяснившееся ветеринарное значение панцырных клещей послужило толчком к их специальному зоологическому изучению, уже достигшему у нас немаловажных успехов.

Таковы некоторые из итогов развития советской сельскохозяйственной акарологии. Все приведенные примеры служат нагляднейшей иллюстрацией ее здоровой и неразрывной связи с практикой, тех преимуществ, какие дает эта связь конкретной, описательной акарологии и реальной пользы, получаемой народным хозяйством от такого содружества с нею.

Мощный импульс, полученный нашей акарологией благодаря тому, что она шла и идет в ногу с жизнью, не пыталась отгородиться от жизни и нашла себе достойное место в решении практически важных задач медицины, ветеринарии и сельского хозяйства,— имел своим результатом и создание широких предпосылок для развития ее общих, теоретических глав.

Это и понятно, так как бурный рост наших конкретных знаний о клещах и самый факт, что они стали объектом пристального научного изучения, не мог не повлечь за собой большого прогресса в формировании теоретических основ акарологии. В свете полученных новых данных остро встал вопрос о переоценке многих из устоявшихся ее положений, о синтезе громадного материала, накопленного ею за последние десятилетия и об его использовании для разработки общих проблем эволюционной теории. Вместе с тем в ходе конкретного изучения клещей выработались принципиально новые методы исследования, оказавшиеся весьма продуктивными и открывшие новые горизонты перед «устаревшим», как многим еще кажется, морфолого-систематическим направлением в зоологии.

Дело тут началось, как обычно, с малого. В ходе изучения тонкой дифференциальной систематики хлебных (а затем и других) клещей пришлось столкнуться с фактом, что общепринятые приемы различения видов недостаточно чувствительны и точны для безошибочного узнавания и определения форм, явственно разнящихся между собою, например, по своему стациальному распределению, отношению к влажности и т. п. (или, когда дело дошло до паразитических форм, по своей приуроченности к различным хозяевам). Объяснялось это тем, что значительное большинство клещей отличается слабой расчлененностью тела и его скелета, довольно однообразным строением конечностей и, вообще говоря, бедностью морфологических структур, могущих быть использованными для диагностических целей. В силу этого потребовалось, с одной стороны, исчерпывающее освоение в таком плане самых тонких деталей наружного строения клещей, ранее остававшихся вне поля зрения систематиков, а с другой — вовлечение в орбиту исследования всех стадий их индивидуального развития, что также не применялось традиционной «имагинальной» систематикой.

Особенно много дало подробное изучение сложного, но необыкновенно правильного осязательного вооружения тела и конечностей клещей — их так называемого хэтома, снабдившее нас поразительно

острым, точным и совершенным орудием систематического и онтогенетического исследования.

Этот «хэтологический», как его можно назвать, метод исследования приобрел теперь ведущую роль среди других; он не только позволил достичь требуемых диагностических результатов, но и дал ключ к анализу и пониманию общих принципов строения (архитектоники) клещей и неведомых ранее особенностей их онтогенеза. Исключительная продуктивность хэтологического метода исследования объясняется тем, что хэтом клещей (да и многих других членистоногих) характеризуется во взрослой организации, во-первых, многочисленностью своих компонентов при строгом постоянстве их числа и их локализации. Такое постоянство определяется тем, что хэты представляют собой сегментальные, и притом высоко индивидуализованные, органы чувств, подчиненные всем принципам, общим для таких органов у Arthropoda: принципу фиксированности числа и положения иннервирующих их чувствительных клеток, определенности плана строения невросомита. Во-вторых, эта система органов характеризуется различной возрастностью своих элементов, каждый из которых появляется на определенной стадии развития; в результате этого ее формирование имеет чисто аддитивный характер, т. е. происходит путем последовательного добавления в каждом возрасте точно определенных новых хэт к их первичному (личиночному) набору. Таким образом, каждая хэта вполне индивидуализована в топографическом, возрастном, а обычно и в структурном отношении. Вследствие этого образуемая ими система создает своего рода маркировку всей поверхности тела и его придатков, позволяющую прослеживать шаг за шагом и анализировать с большой точностью ход всего процесса индивидуального развития и постепенного формирования в онтогенезе дефинитивного состояния организации. Поэтому неудивительно, что углубление морфолого-систематического изучения любой, в сущности, группы клещей неизбежно приводит к использованию хэтологического метода исследования, оказывающегося тем более плодотворным, чем больше ему уделяется внимания.

Таким образом, тот самый «подсчет щетинок на ножках», который служит излюбленным примером никчемности морфолого-систематических занятий и вызывает к себе ироническое отношение даже в нашей научной среде, вылился в могущественный и необыкновенно продуктивный прием акарологического исследования.

Особенно широкое и разностороннее развитие получил этот метод у нас в работах лаборатории энтомологии МГУ. Он лег в основу уже упоминавшихся исследований по систематике тироглифоидных клещей, а в дальнейшем занял ведущую роль при изучении других групп клещей и в развернувшихся тут работах более общего характера — по сравнительной морфологии и истории развития этих животных.

Первыми по времени результатами этих работ были выявление метамерной основы организации хлебных и других актинохитиновых клещей и установление анаморфного характера их развития; было показано, что постепенное увеличение числа брюшных колец, наблюдаемое у некоторых сегментированных клещей (пахигнатид), также имеет место (хотя и в более или менее замаскированной форме) и у внешне не сегментированных форм, например тироглифид и панцырных клещей. Этот примитивнейший тип постэмбрионального развития, ранее не известный у паукообразных, оказался таким образом, характерным для группы Actinochitinosi в целом. Далее удалось показать, что господствующий в этой группе тип деления тела на тагмы соответствует таковому трилобитов, т. е. опять-таки имет глубоко примитивный характер; вместе с тем он принципиально отличен от того арахноидного типа тагмозиса, который присущ второй крупной группе клещей — Parasitiformes (Захваткин, 1939; Беклемишев, 1944). Наконец, было установле-

но, что тироглифиды, а вместе с ними и другие Acaridiae, представляют собою педоморфные формы, очень близкие к некоторым группам панцырных клещей, но останавливающиеся в своем развитии на более раннем онтогенетическом уровне — на уровне, соответствующем по возрастному состоянию хэтома и многим другим признакам таковому нимфальных стадий примитивных орибатид и других низших Actinochitinosi. Такое недоразвитие тироглифид по сравнению с нормой находит свое биологическое объяснение в том, что одна из их трех нимфальных стадий (дейтонимфа) утратила свои вегетативные функции, превратившись в специфическую для этой группы расселительную или покоящуюся стадию гипопуса (Захваткин, 1939).

Возникший в этой связи круг сравнительноонтогенетических вопросов потребовал постановки специальных исследований по развитию смежных с тироглифидами групп Oribatei; одно из них, касающееся оригинальной группы Ptyctima, было выполнено студентом МГУ И. И. Лапшовым, талантливейшим человеком, погибшим на фронте в 1942 г. Это исследование привело к установлению факта, что панцырные половозрелые стадии орибатид являются с эволюционной точки зрения новообразованием, возникшим в результате принятия на себя дефинитивной формой новых для нее, специальных функций — расселения и защиты потомства. Следовательно, взрослая стадия этих панцырных клещей должна рассматриваться как специализованная половая и расселительная форма, вполне отвечающая стадии imago крылатых насекомых (Pterygota), и, стало быть, принципиально отличная от преимущественно вегетативных половозрелых стадий примитивных клещей и низших Atelocerata.

Оформившееся в этих работах сравнительноонтогенетическое направление исследования оказалось весьма продуктивным и методологически ценным тем, что оно внесло в морфологическое изучение клещей живую струю диалектики. Оно позволило рассматривать структуры и стадии не как изолированные, оторванные друг от друга состояния покоя и неподвижности, застоя и неизменяемости, а как всесторонне связанные друг с другом и взаимообусловленные явления, как состояния непрерывного движения и изменения, непрерывного обновления и развития, идущего закономерно, а не случайно, от низшего к высшему, как движение поступательное, идущее по восходящей линии.

В последние годы войны и в послевоенные годы это новое прогрессивное направление общей акарологии стало у нас ее путеводной звездой. Оно получило развернутое выражение в превосходных исследованиях А. Б. Ланге по онтогенезу и морфологии гамазоидных клещей, а именно паразитических Laelaptidae и самых примитивных из Mesostigmata — свободноживущих Rhodacaridae (Ланге, 1944, 1947). Конкретные результаты этих работ, выполненных с безупречной тщательностью и при максимальном использовании возрастного и сравнительноанатомического анализа хэтома, его поведения в онтогенезе и онтогенетических изменений, испытываемых всеми другими структурами, доступными изучению,— исключительно важны и интересны. Главные из них заключаются в следующем: 1) впервые детально выяснена архитектоника Mesostigmata, оказавшаяся до неожиданности сходной с архитектоникой признанного прототипа хелицерат — мечехвоста, как в отношении сегментального состава тела и его деления на тагмы, так и в смысле степени развития и морфологической роли отдельных туловищных метамер; 2) установлены и объяснены особенности формирования и роста тела и конечностей, его скелета и вооружения; показан периферический характер разрастания спинного щита и обогащения его вооружения, идущего путем концентрической, центробежной склеротизации окружающей его кожи от стадии к стадии; выяснен механизм этого процесса; установлены первичные очаги склеротизации покровов и ее необычайный биполярный

характер; доказана временная редукция туловищных метамер, лежащих на границе между головогрудью и брюшком, и т. д.; 3) показаны, на примере паразитических Laelaptidae, глубокое воздействие эмбрионизации личинки (т. е. ее перехода от свободного к внутриутробному существованию) на весь дальнейший ход онтогенеза и ее непредвиденные отражения в строении взрослой, дефинитивной стадии развития этих клещей. В целом работы Ланге привели к замечательно полному и разностороннему объяснению морфологии Mesostigmata, к тому, что их строение перестало казаться статичным и случайным.

Полученные результаты явились беспрецедентным, в сущности, доказательством огромных возможностей, таящихся в органическом, а не декларативном применении методологических основ марксистской диалектики к конкретному морфологическому исследованию. Они указывают со всей очевидностью пути, по которым должно и будет теперь итти изучение живых существ в морфолого-систематическом аспекте, пути новой морфологии, имеющие перед собой неограниченные перспективы развития.

В этом же духе изучались у нас и другие Mesostigmata — в частности паразитические Liponyssidae, послужившие объектом иследований А. Земской (1947) и Е. Нельзиной (1947). Эти работы не только дали объяснение онтогенетической и биологической природы тех своеобразных особенностей, какими характеризуются Liponyssidae, но имели и еще один, необыкновенно важный результат: они подвели нас к ясному пониманию путей и способов формирования «аргазоидного» и «иксодового» типов организации у Parasitiformes, а тем самым и к уяснению систематических и филогенетических связей аргазид и иксодовых клещей с их более примитивными сородичами — гамазоидными клещами. В самом деле, детальное изучение Liponyssidae показало, как идет и чем обусловлена редукция первичного жесткого панцыря при гипертрофическом развитии высокорастяжимого перепончатого аллоскутума, как осуществляется сокращение числа неполовозрелых стадий по сравнению с общей для Parasitiformes нормой, как создается якорное устройство ротового аппарата и т. д.; короче говоря, как происходит превращение более примитивной жизненной формы постоянного паразита в высокоспециализованную форму «норового паразита» (Беклемишев), олицетворяемую аргазидами и иксодовыми клещами. В свете этих работ становится очевидным, насколько бесплодны поиски особых предков Ixodoidea среди вымерших отрядов паукообразных (Шульце, P. Schulze, 1932, 1937) и как органически связана эта группа с остальными Parasitiformes. Таким образом, мы уже близко подошли к решению одного из труднейших и самых важных вопросов общей акарологии — вопроса о происхождении Ixodoidea.

Арахнология в целом теперь далеко шагнула вперед и обогатилась важнейшими теоретическими обобщениями, освещающими по-новому все основные проблемы сравнительной морфологии, систематики и филогении Chelicerata. Особенно крупное значение имеет тут теория трилобитного происхождения хелицеровых, созданная нашим блестящим эмбриологом П. П. Ивановым (1933—1944) и завоевавшая теперь господствующее положение в мировой арахнологии (Шульце, Schulze, 1937; Кестнер, Kästner, 1940; Штёрмер, Störmer, 1946).

Таким образом, назрела необходимость в капитальном пересмотре и переоценке традиционных общих представлений о морфологии, систематике и филогении Acarina, до сих пор базировавшихся, в основном, на известной сводке Э. Рейтера (E. Reuter, 1909) — сводке, опубликованной почти 40 лет назад, но до сих пор продолжавшей служить библией акарологической науки. Эта актуальнейшая задача акарологии теперь уже частично выполнена пишущим эти строки в нескольких сравнительноморфологических статьях и общей ревизии системы клещей

(Захваткин, 1947). Наиболее существенным из предлагаемых нововведений является упразднение Acarina как единицы естественной системы, и разделение совокупности клещей на три самостоятельных отряда: 1) Acariformes, или Euacarina, отвечающий по своему содержанию подотряду Actinochitinosi системы Гранжана (1935) или сумме подотрядов Sarcoptiformes, Trombidiiformes и Tetrapodili общепринятой классификации Рейтера; 2) Parasitiformes, или, лучше, Gamasiformes, соответствующий одноименному подотряду схемы Рейтера со включением Holothyroidea, и 3) Opilioacarina, состоящий из единственного семейства Opilioacaridae. Совокупность имеющихся теперь данных позволяет утверждать, что эти три отряда различаются не только специфическим планом строения и развития, господствующим в каждом из них, но также и своими связями с другими отрядами паукообразных и, соответственно, своим положением в общей системе этого класса. Так, Acariformes безусловно тесно связаны с фалангами, Palpigradi и Tartarides; Gamasiformes — явственно тяготеют к сенокосцам, паукам, Phrynides, Ricinulei и вымершим Anthracomarti; Opilioacarina ближе всего связаны с сенокосцами. Интересно, что такое решение вопроса находит себе поддержку и в палеонтологических данных (показывающих, например, что Acariformes существовали уже в девоне в лице форм, поразительно близких к современным Endeostigmata) и, с совершенно другой стороны, в применении столь объективного приема исследования, как изучение оптических свойств хитина в поляризованном свете: такое исследование показывает, что, например, у фаланг щетинки также анизотропны, как у Acariformes («Actinochitinosi»), в то время как у групп, примыкающих к Gamasiformes, они лишены свойства двойного лучепреломления («Anactinochitinosi»). Поэтому можно думать, что в будущей системе Chelicerata эти три отряда клещей разойдутся даже по разным подклассам.

Основным преимуществом трактовки клещей, как ряда независимых отрядов Chelicerata, является устранение трудностей, парализовавших до сих пор все попытки дать клещам в целом хоть сколько-нибудь удовлетворительное общее определение, найти им место в системе и понять их взаимоотношения с прочими отрядами паукообразных. Она представляется, таким образом, более продуктивной, чем привычное объединение всех этих групп в один, явно гетерогенный отряд, а это — главное требование, предъявляемое ко всякой научной концепции.

Все сказанное позволяет считать, что советская акарология подходит к 30-летию Октября со значительными достижениями. Многое уже сделано и закреплено, еще больше исследований находится сейчас в стадии разработки. И — что особенно отрадно видеть — многие успехи достигнуты не столько руками отдельных, давно сложившихся специалистов, сколько усилиями целой плеяды талантливой советской молодежи, горячее участие которой в развитии нашей акарологии служит самым надежным залогом ее дальнейшего процветания.

Так, служа практике и быстро развиваясь под ее животворным воздействием, советская акарология уверенно развертывает свои силы, укрепляет свою идейную основу и шаг за шагом приближается к выполнению большой и почетной задачи, поставленной товарищем Сталиным перед советской наукой в целом и всеми ее, большими и малыми разделами,—«не только догнать, но и превзойти в ближайшее время достижения науки за пределами нашей страны».

Литература [1]

1. Арутюнян А. М., Фауна амбарных клещей зернохранилищ Армянской ССР (диссертация), 1945.—2. Башкирова Е. Я., К изучению биологии Anoplocephala

[1] Приведены только главнейшие работы.

perfolita, ДАН, XXX, № 6, 1941.—3. Беккер Э. Г., Челюстной аппарат паутинного клещика и его отправления в связи с вопросом о химической борьбе с клещиком, Зоологический журнал, XIV, № 4, 1935.—4. Беккер Э. Г., Строение, роль и происхождение соединительной ткани в полости тела зерновых клещиков, Уч. зап. МГУ, 42, 1940а.—5. Беккер Э. Г., Acaromyces glycyphagi n. g. n. sp., паразит клещика Glycyphagus destructor, Уч. зап. МГУ, 42, 1940б.—6. Беккер Э. Г. Пищеварительный аппарат и питание паутинного клещика (рукопись), 1947.—7. Вагнер Ю., Эмбриональное развитие Ixodes calcaratus Bir., Тр. Зоол. каб., СПб., ун-та, № 3, 1894.—8. Васильев И. В., Обыкновенный паутинный клещик, Тр. Бюро по энтомологии, VIII, № 1, 1910.—9. Захваткин А. А., Краткий определитель амбарных клещей, Изд. Ком. заг. СНК СССР, 1935.—10. Захваткин А. А., О распространении хлебных клещей в полевых условиях, Зоологический журнал, XV, вып. 4, — 1. Захваткин А. А., Исследования по систематике клещей семейств Tyroglyphidae, Уч. зап. МГУ, Биол., III. 1937.—12. Захваткин А. А., Исследования по сравнительной морфологии и истории развития тироглифоидных клещей (диссертация). 13. Захваткин А. А., Введение в изучение панцырных клещей (рукопись), 1935.—14. Захваткин А. А., Тироглифоидные клещи, Фауна СССР, Паукообразные, V, вып. 1, 1940.—15. Захваткин А. А., Строение и развитие низших актинохитиновых клещей, Изв. АН СССР (в печ.), 1947а.—16. Захваткин А. А., Разделение клещей на отряды и их положение в системе Chelicerata (рукопись), 1947б.—17. Земская А. А., Онтогенез и морфология паразитических клещей сем. Liponyssidae (рукопись), 1947.— 18. Ильинская, О выживании амбарных клещей в поле в зимний период, Сб. ВИЗР, № 4, 1935.—19. Каменский А. Ф., Хлебные клещи в целинных степях Казахстана, Зоологический журнал, 1940.—20. Козулина О. В., Влияние влажности и температуры на развитие яиц хлебных клещей, Уч. зап. МГУ, 42, 1940.—21. Криволуцкая Г. О., Крылатые панцырные клещи пастбищ южного Казахстана, Тр. Каз. н.-и. ин-та (в печати), 1947.—22. Ланге А. Б., Постэмбриональное развитие Laelaps muris Lj., Сб. студ. раб. МГУ (в печати), 1944.—23. Ланге А. Б., Развитие, строение и систематика паразитических клещей сем. Laelaptidae (диссертация), 1947.—24. Настюкова О. К., Отчет по изучению развития хлебных клещей при различных температурах и влажности (рукопись), 1935.—25. Нельзина Е. Н. Крысиный клещ Bdellonyssus bacoti (Hirst) (диссертация), 1947.—26. Перепелова Л. И., Акароз пчел и борьба с ним, Орел, Обл. изд-во, 1940.—27. Пионтковский Ю. Я., Материалы по экологии хлопкового паутинного клещика, Изд. САИЗР, Ташкент, 1930.—28. Полежаев В. Г., Влияние влажности воздуха и температуры на образование стадии гипопуса у волосатого и мучного клещей, Уч. Зап. МГУ, 42, 1940.—29. Порчинский И. А., Важнейшие клещи, встречающиеся в зерне и муке, Тр. Бюро по энтом., XI, № 2, 1914.—30. Потемкина В. А., К изучению биологии Moniezia expansa, ДАН, XXX, № 5, 1941.— 31. Рекк Г. Ф., Клещи, вредящие культурным растениям, изд. АН Груз. ССР, 1941.—32. Родендорф Б. Б., Определитель хищных и пузатых клещей, Уч. зап. МГУ, 42. 1940.—33. Родионов З. С., О мучных клещах. На фронте с.-х. заготовок, 14, 1934.—34. Родионов З. С., Вред от хлебных клещей, Вопросы питания, № 5, 1936.—35. Родионов З. С., Условия массового развития хлебных клещей, Зоологический журнал, XVI, вып. 3, 1937а.—36. Родионов З. С., Места обитания и пути расселения амбарных клещей, Зоологический журнал, XVI, вып. 6, 1937б.—37. Родионов З. С., Качественный и количественный вред от хлебных клещей, Уч. зап. МГУ, 42, 1940.—38. Родионов З. С. и Захваткин А. А., Источники и пути заражения зерна клещами (отчет), 1935.—39. Романова В. А., К характеру повреждения зерна амбарными клещами, Защита раст., 8, 1936—40. Российский Д. М., Растительные клещи, или клещи-орешники, Изв. Моск. с.-х. ин-та, XII, 1907, и XVII, 1911.—41. Сигрианский В. М., Амбарные клещи как переносчики болезней с.-х. растений, Уч. зап. МГУ, 42, 1940.—42. Смарагдова Н. П., Жаро- и холодостойкость некоторых амбарных вредителей в связи с температурными условиями их развития, Зоологический журнал, XIV, вып. 4, 1935.—43. Смирнов Е. С. и Полежаев В. Г., Об отношении гипопуса волосатого клеща к синильной кислоте и хлорпикрину, Бюлл. МОИП, Биол. XLV (4), 1936.—44. Соколов А. М., Предварительные результаты работы по изучению мучных клещей и меры борьбы с ними, Тр. Иванов. с.-х. ин-та, вып. 2, 1936.—45. Солдатова А. П., Изучение биологии клещей группы Oribatei — промежуточных хозяев гельминтов (рукопись), 1943.—46. Солдатова А. П., К изучению мезоцестодоза серебристо-черных лисиц, ДАН, 1945.—47. Сорокин С. В., Хлебные клещи Кировской области, Киров, отд. изд., 1940.—48. Сорокин С. В., Хлебные клещи подзоны тайги Европейской части СССР (диссертация), 1947.—49. Угаров А. А., Среднеазиатский паутинный клещ, Соц. наука и техн., № 9, 1937.—50. Угаров А. А. и Никольский В. В., К систематике среднеазиатского паутинного клещика, Вопросы защиты хлопка, 2, 1937.—51. Халилова С. Г., Материалы по изучению вредителей зерна и зернопродуктов в Азербайджане (диссертация), 1947.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 5

СОВЕТСКАЯ ОРНИТОЛОГИЯ ЗА 30 ЛЕТ (1917—1947)

Г. П. ДЕМЕНТЬЕВ

Зоологический музей Московского государственного университета

Тридцатилетие, в течение которого развивалась в нашей стране орнитология после Октябрьской революции, характеризуется в области зоологии двумя, на первый взгляд противоположными, тенденциями: с одной стороны, углублением и обособлением отдельных дисциплин, иногда молодых, иногда уже не новых; с другой — наметившимся в последние годы стремлением обобщить добытые отдельными дисциплинами и направлениями результаты, выйти на широкий путь синтетических общебиологических исследований.

Успехи отдельных отраслей зоологии могут быть оценены, таким образом, двояко: с одной стороны, с точки зрения накопления и углубления знаний в специальной их области; с другой — с точки зрения того, в какой мере эти специальные знания дают возможность развития новой «синтетической» зоологии (при учете во всех случаях специфичности объекта). Последний критерий во многих отношениях представляется крайне важным, так как именно он позволяет судить о состоянии общего теоретического (а отсюда и практического) уровня работ в соответствующей области знания.

Что же внесла советская орнитология для изучения своего непосредственного объекта и что она сделала в области общей биологии? Ответ на эти вопросы мы попытаемся дать в нашем сжатом очерке.

Естественным основным предметом изучения орнитологов представлялась фауна птиц нашей страны. Солидный фундамент в этой области был заложен во второй половине прошлого и в начале текущего столетия главным образом зоологами Московского университета и лицами, группировавшимися вокруг Московского общества испытателей природы. Центральной фигурой русской орнитологии в предреволюционное время был, несомненно, М. А. Мензбир, общеизвестное сочинение которого «Птицы России» (1895) послужило базой развития у нас орнитологических исследований. Имена орнитологов П. П. Сушкина, С. А. Бутурлина, В. Л. Бианки, Н. А. Зарудного пользовались заслуженной известностью далеко за пределами нашей страны. И все же объем работ — в особенности по сравнению с размерами русской территории — был недостаточно велик.

Ограниченность сил и средств приводила к тому, что орнитологические исследования проводились преимущественно в области так называемой фаунистики — выяснения состава фауны птиц того или иного района, собирания сведений об образе жизни отдельных видов. Значительное место занимала орнитогеография. Довольно значительное развитие получили и систематические исследования. В общем, можно сказать, что по своему общему уровню русская орнитология и до революции находилась на достаточно большой высоте, никак не уступая в этом отношении другим странам. Но количественные масштабы, размах работы, были совершенно недостаточны.

Естественно поэтому, что первой задачей, вставшей перед орнитологией после Октябрьской революции, было возможно быстрое и широкое развитие фаунистических исследований, составление, так сказать «научного инвентаря» авифауны нашей страны. Эта задача в условиях СССР имела и имеет особое значение: кроме чисто практической стороны, надо иметь в виду, что только у нас имеется постепенная и полная градация географо-климатических условий существования — от субтропиков на юге до Арктики на севере.

Значение этого обстоятельства для биогеографии, экологии, выяснения взаимоотношения организма со средой, эволюционных построений никак нельзя не дооценивать. Изучение во всех этих отношениях хотя бы одной группы животного мира нашей страны имеет весьма большую общебиологическую ценность. И в этом отношении вклад советской орнитологии в науку представляется весьма значительным.

Здесь, конечно, нет возможности останавливаться (или даже упомянуть) на всех отдельных, хотя бы и очень хороших фаунистических исследованиях. Можно лишь отметить важнейшие результаты.

Надо оговорить, что развитие орнитологических исследований у нас после Октябрьской революции связано с увеличением числа учреждений, работающих в этой области (центральное место занимали в этом отношении Московский университет и Зоологический институт Академии Наук; весьма положительную роль сыграли вновь возникшие заповедники, филиалы Академии и национальные академии), ростом кадров и материальных средств.

Обзор авифаунистических и орнитогеографических исследований удобно строить в основном по естественным ландшафтным зонам. В этом отношении наши орнитологические исследования находятся в тесной связи и дают много материала для современных направлений географических работ вообще — теории зональных радиационных балансов А. А. Григорьева и того направления, которое находит свое выражение в исследованиях Л. С. Берга о ландшафтно-географических зонах.

В изучении животного мира (птиц) Арктики и Субарктики достигнуты весьма значительные успехи. Несмотря на специфические трудности, благодаря трудам советских зоологов в восточном полушарии, в восточном секторе Арктики осталось уже немного мест, об авифауне которых нет более или менее точных представлений.

Прибрежная полоса и тундра могут считаться изученными достаточно удовлетворительно, при этом — что особенно важно — в значительной степени методом стационарных или хотя бы длительных, а не только экспедиционных, исследований.

Большую роль тут сыграли не только специально зоологические научные учреждения — Зоологический институт Академии Наук СССР, Зоологический музей Московского университета,— но также, и в особенности, полярные станции и другие учреждения Арктического института. В результате этого мы имеем за истекшее тридцатилетие исследования следующих районов севера европейско-азиатского континента и прилежащих островов: Лапландия — прибрежная зона, главным образом архипелаг «Семь островов» (Кафтановский, Спангенберг, 1937; Горчаковская, 1944; Белопольский); Тиманская тундра (Гладков, 1941); полуостров Канин (Дементьев, 1935); низовья Печоры (Дмоховский, 1933); Ямал (Кучерук и Дунаева, 1941; Осмоловская, 1944); Тазовский полуостров (Кольс и Бутурлин, 1944); Гыданская тундра (Наумов, 1931); низовья Енисея (Тугаринов, 1927; Колюшев, 1931); Таймыр — западная часть, Енисейско-Пясинская тундра (Гизенко, 1946); центтральная часть (Толмачев и Тугаринов, 1934); восточная часть, бассейн Хатанги (Скалон, 1935—1938; Торгашев, 1941); Яна (Ткаченко, 1932);

Индигирка (Михель, 1935); Чукотский полуостров (Артоболевский, 1927; Портенко); Анадырь (Портенко, 1939 и др.); Коряцкая земля (Дементьев, 1941); Колгуев (Толмачев, 1927); Новая Земля (Горбунов, 1929; Портенко, 1931; Антипин, 1938; Красовский и др.); Земля Франца Иосифа (Горбунов, 1934 и др.); остров Врангеля (Портенко, 1937 и др.); высокие широты Северного Ледовитого океана (Портенко, 1946). Один этот перечень указывает и на широкий размах и на общегеографическое значение исследований авифауны Арктики в советское время — его полезно сопоставить с итогами изучения европейско-азиатской тундры в предшествующем периоде, подведенными в 1928 г. Плеске в его известной работе о птицах европейско-азиатской тундры. В результате, изучение органической жизни на севере Европы и Азии, несомненно, далеко ушло вперед по сравнению с изучением ее в западном полушарии (за исключением, быть может, Гренландии). Мы не только располагаем достаточно полными и современными сведениями о составе и распределении авифауны севера, но можем приступить к разрешению ряда связанных с этим общих вопросов.

Среди них: особенности жизненного цикла арктических и субарктических птиц; общая фенология органической жизни в Арктике (Кафтановский, Кучерук и Дунаева, Осмоловская, Портенко, Тугаринов, Дементьев и др.); основные характерные черты жизненной формы «арктическая птица» (Дементьев, 1941, 1944); биогеографические пределы арктического и субарктического орнитофаунистического комплекса на севере (Горбунов, 1934; Портенко, 1946) и на юге (Дементьев, 1941; Кучерук и Дунаева, 1941; Аверин, 1946); история фауны Арктики (Тугаринов, 1929, 1934; Мензбир, 1918; Дементьев, 1937; Штегман, 1938; Кузнецов, 1938).

Большие исследования производились и южнее в лесной полосе. В области тайги можно отметить цикл работ по Лапландии (Насимович, Семенов-Тян-Шанский и др.), в бассейне Сев. Двины (Паровщиков, 1941); Печоры (Дмоховский, 1933; Теплов и Теплова, 1947 и др.), в разных районах Урала (Портенко, 1937; Кириков, 1935—1936), в нижнем течении Оби, в бассейне рек Конди и Сосьвы (Скалон, Раевский, 1946), у Тюмени (Ларионов, 1927) и Тобольска (Тарунин), в Васюганье (Шаронов), в бассейне р. Таз (Скалон, Слудский), в горной Шории (Залесский, 1930), в Салаире (Иогансен, 1935; Хахлов, 1937), на Алтае (Сушкин, 1938; Дементьев и Фолитарек, 1935 и др.), в западном Саяне (Скалон, 1937), в области Н. Тунгуски (Ткаченко, 1937 и др.), Прибайкалье (Туров, 1923—1924; Штегман, 1936 и др.), в Якутии (ряд авторов, в особенности Иванов, 1929; Воробьев, 1928—1931; сводка подготовлена Тугариновым, предварительные сообщения опубликованы им же в 1927 г. и вместе со Смирновым и Ивановым в 1934 г.), на Охотском побережье (Снигиревский и др.), на Камчатке (Аверин, 1946). Этот весьма неполный перечень показывает, что и лесная полоса подвергнута была весьма широкому изучению. Надо добавить, что внимательному обследованию подвергнуты были и южные пределы распространения таежной фауны как в разных частях Европейской части СССР (множество авторов, упомянуть здесь нет возможности), так и на Кавказе (в особенности Насимовичем и Авериным в Кавказском заповеднике, 1938), в центральном Тянь-Шане (Снигиревский, Шульпин и др.), в Западной Сибири (Салаир-Хахлов, 1937; Иогансен, 1935), в Забайкалье (Штегман, 1929; Скалон, 1934; Павлов и др.), наконец, в Приморье (главным образом Шульпиным, 1936 и др.).

Эти работы позволили выяснить многие общие закономерности жизни птиц в лесной зоне, в частности — характер их сезонного размещения, трофические связи, некоторые зависимости между циклом периодических явлений и внешними факторами; разработать всесторонне

аутоэкологическую характеристику некоторых видов лесных птиц; выяснить многие вопросы как положительного влияния человека на лесную авифауну (роль искусственных древесных насаждений, в частности полезащитных полос; работы Воронцова и сотрудников, Мельниченко), так и отрицательного (Першаков относительно Поволжья, 1929 и др.; Керзина, 1946;; Беляев о Москве, 1938; Формозов о Московской области, 1947 и многие другие).

Вопросы исторической биогеографии на примере таежной авифауны также получили широкое освещение. В значительной мере на этом материале (но не на нем исключительно) построены обобщения Сушкина (1925, 1938), касающиеся истории фауны северной Азии. Очерк истории таежной фауны птиц дан Штегманом (1932), некоторые соображения по послеледниковой истории фауны европейской России даны Станчинским (1922), о генезисе фауны лесов смешанного типа — Воронцовым.

Разностороннему изучению подвергнута была и авифауна других ландшафтных комплексов и естественных районов СССР (область преобладания культурного, «антропического», ландшафта, лесостепь и т. д.). Здесь следует упомянуть работы по западу Станчинского (1927), Граве (1926), Федюшина (1926—1928); по средней полосе — Огнева и Воробьева (1924); Першакова (1929—1932), Полякова (1924), Предтеченского (1928), Птушенко (1937, 1938), Птушенко и Гладкова (1933), Турова (1925), Харузина (1926); по южной полосе Европейской части СССР — Артоболевского (1926), Барабаш-Никифорова (1928), Гавриленко (1929), Герхнера (1928), Дергунова (1924), Кистяковского (1926), Попова (1937), Портенко (1928), Храневича (1926), Волчанецкого (1937), Волчанецкого и Яльцева (1934), Воробьева (1936), Орлова (1928), Хлебникова (1928, 1930), Воронцова (1937), Пузанова (1933); по Юго-Западной Сибири — Велижаниных (1929), Залесских (1931 и др.), Лаврова (1925), Шухова (1928—1930) и т. д.

Горные местности изучались в Крыму, на Кавказе, в Туркестане и средней Сибири (горы Восточной Сибири в этом отношении затронуты исследованиями еще довольно мало). Авифаунистика в этом отношении много дала за последние годы, в частности для изучения проблемы вертикальной зональности распределения и жизни животных, генезиса и реализации адаптаций к горным условиям у позвоночных, выяснения процессов «естественной» акклиматизации и т. д. Из фаунистических работ, касающихся жизни птиц в горах Кавказа, упомянем исследования Насимовича и Аверина (1938), Птушенко (1938) бассейна Кубани, Пузанова — Черкессии (1938), Беме (1926 и др.) — Дагестана; изучение области главного Кавказского хребта и Закавказья Серебровским (1925), Чхиквишвили (цикл работ, 1927, 1930 и т. д.), описания авифауны Армении (Соснин и Ляйстер, 1942; Спангенберг, 1945). О работах по сибирским горным системам — Алтаю (Сушкин и др.) и Саяну — уже упоминалось. Горы Туркестана привлекали к себе за советское время много зоологов. Изучались: Тарбагатай (Хахлов, 1938), Тянь-Шань (Шнитников, 1923; Шульпин, 1939 и др.; Спангенберг и Дементьев, 1935; Кашкаров в ряде исследований; Шапошников, 1932; Д. П. Дементьев и др.), Памир (ряд авторов, в особенности Мекленбурцев, 1936—1946), Таджикистан (Иванов, 1940; Даль и др.); Копет-Даг и Б. Балханы (Зарудный и Вилькевич, 1918; Шестоперов, Лаптев, Гептнер и др.). Из общих зоогеографических построений, вытекающих из изучения фауны птиц Туркестана, можно привести исследование Дементьева о взаимоотношениях палеарктической и индийской фаун (1938), анализ состава фауны Тянь-Шаня Шнитникова (1933) и Штегмана (1946), биогеографический разбор фауны Памира Дементьева (1935) и Бобринского (1938). Общий разбор вопроса о происхождении

высокогорных фаун, главным образом на основе русских исследований в Средней и Центральной Азии, дал Сушкин (1928); это исследование Сушкина, наряду с известной работой Штреземана о высокогорных авифаунах (1920), до сих пор представляется основным итогом наших знаний по этому вопросу.

Оставляя в стороне изучение островных фаун (напомним лишь о сводке по Командорам Иогансена (1934) и о теоретических соображениях Тугаринова, 1936, о вероятном пути формирования основных фаун северной Евразии; об изучении птиц островов Арктики мы уже говорили), перейдем к изучению состава и жизни авифауны сухих ландшафтов нашей страны — пустынь, полупустынь и степей. Обширность площадей, занимаемых в нашей стране пустынями (Кара-Кумы лишь немного уступают по размерам Сахаре), придает большой интерес изучению животных в пустынных условиях.

Пустыни и полупустыни естественно привлекли к себе большое внимание советских зоологов. Авифауна сухих, более или менее переходных к пустыням районов — Северного Казахстана, Заволжья, Предкавказья — изучена рядом орнитологов; среди этих работ особый интерес представляют обширные исследования Формозова (1937) об изменениях авифауны в связи с периодическим колебанием уровня водоемов и гидрологического режима в северном Казахстане. С ними можно сопоставить исследования других орнитологов (Исаков и др.) о соответствующих изменениях авифауны Каспия в связи с падением его уровня, имевшим место в последние годы.

Большое значение для изучения фауны птиц пустынь имели, конечно, все исследования равнинных частей Средней Азии: по Казахстану имеется ряд исследований Долгушина (1940), Гладкова (1932) и др. и подготовляется коллективом зоологов Казахской Академии Наук полная сводка; такая же сводка области среднего и нижнего течения Сыр-Дарьи опубликована Спангенбергом (1936—1941), по Таджикистану — Ивановым (1940), по Туркмении подготовлена Дементьевым (1944). Кроме того, пустыни подвергались и специальному изучению: по Кара-Кумам, исчерпывающее изучение авифауны которых производит Туркменский филиал Академии Наук, имеются исследования Кашкарова и Курбатова (1929), Снигиревского (1925), Шестоперова, Рустамова; по Бетпак-Дала — Кашкарова и Селевина; по Муюн-Кумам — Кашкарова (1922); по Кызыл-Кумам — Спангенберга (1930, 1936—1941) и т. д. Исследование самой большой из туркестанских пустынь — Кара-Кумов — приняло большой размах: кроме стационарных исследований ее (в Репетеке), систематических экспедиций в разные районы, впервые проведены полные пересечения этой пустыни с целью изучения фауны позвоночных (до этого такие исследования производились лишь попутно), начато изучение зимних условий существования в пустыне (Рустамов) и т. д.

Особое место в работе по изучению пустынь занимают исследования Кашкарова по фауне позвоночных так называемых «холодных» высоких пустынь центрального Тянь-Шаня (1937). Из общих результатов изучения авифауны пустынь СССР можно отметить выяснение состава и распределения фауны в связи с условиями существования; особенностей цикла периодических явлений; роли своеобразных «антропических» факторов; некоторых вопросов адаптации пустынных животных и морфо-физиологической характеристики жизненной формы «пустынное животное». Общие соображения об особенностях состава и происхождения авифауны Передней Азии, главным образом пустынной, изложены Серебровским (1929); вопрос об очагах формообразования в пустынях Туркестана и сопредельных стран разобран Гептнером (1938, 1940, 1945).

Таковы, в самой общей и сжатой форме, результаты авифаунистиче-

ских работ в СССР за истекшее тридцатилетие. Они в значительной мере подкреплялись тем, что советская орнитология не оставляла вне поля зрения и фауны сопредельных стран; особенные успехи были достигнуты в этом отношении в Монголии (работы главным образом Козловой, 1930, 1932, 1933, также Тугаринова и др.; в последнее время — Скалона). Опубликованы работы по птицам Кашгарии (Судиловская, 1934, 1937).

Мы видим значительное продвижение по пути к разрешению первой задачи фаунистических исследований, т. е. выяснению состава и распределения фауны. В общих чертах ответ на эти вопросы дан, хотя, разумеется, изученность нашей территории неравномерна, имеются пробелы и в отношении отдельных местностей, и в отношении отдельных видов (в особенности в последнем отношении). Мы видим, что изучение авифауны приняло, так сказать, синтетический характер и неразрывно связано было с проблемами не только историко-зоогеографического характера, но и экологического. Можно сказать, что эта неразрывная связь в значительной мере определила содержание экологических исследований и самое содержание экологии, как науки о жизнедеятельности организма (рассматриваемого целостно) в природных условиях.

В итоге авифаунистических работ, среди прочих результатов, стало возможным, с одной стороны, дать широкие обобщения аналитического порядка по вопросам состава и генезиса наземной фауны СССР (работы Мензбира, 1934; Сушкина, 1925, 1938; Штегмана, 1938; Дементьева, 1937), а с другой — разрешить имеющую большое теоретическое и чисто практическое значение задачу — дать критический обзор и полный список птиц нашей страны, сведения об их распространении и т. д.

В сжатом виде эта работа выполнена Бутурлиным и Дементьевым (1934—1941), в более развернутом виде аналогичная сводка издается Зоологическим институтом Академии Наук (обработана часть отрядов — хищные птицы Штегманом, пластинчатоклювые и голенастые Тугариновым).

Авифаунистические исследования последних лет были неразрывно связаны с экологическими проблемами. Широко известно, что последние десятилетия ознаменованы в области биологии успехами экологии, изучения жизнедеятельности организмов в естественных; природных условиях. Однако не менее ясно, что дальнейшее развитие экологии встречает известные затруднения. Особенно наглядно эти трудности выступают в области биоценологии, в частности, в изучении ценозов и ценотических связей наиболее сложно организованных животных — наземных позвоночных. Характер взаимных зависимостей и связей этих организмов в составе ценоза, пределы «необходимости» таких связей, амплитуды их лабильности — все это в отношении наземных позвоночных в значительной мере неясно. Мало помогают в этом отношении и применяемые некоторыми экологами и биогеографами понятия «эври»- или «стено-бионтности» или «экологической валентности», поскольку в пользовании ими есть обычно лишь констатация факта, а не его объяснение. Становится все более и более ясным, что изучать и понять ценозы можно лишь на основе глубокого понимания и знания жизнедеятельности входящих в них компонентов. На первое место в экологии наземных позвоночных выдвигаются, таким образом, задачи аутоэкологического, а не синэкологического порядка. Экологи стали все более и более приходить к убеждению, что стремление организовать изучение биоценозов без разработки прочной аутоэкологической основы есть в сущности абстрактное теоретизирование, как бы попытка решения уравнения со всеми неизвестными.

В этом отношении экология птиц шла, за некоторыми исключениями, по правильному пути с самого начала. Главное внимание советских

орнитологов (школа Формозова в Московском университете и др.) привлекали к себе вопросы аутоэкологического порядка. Другой положительной чертой проводившихся у нас в последние годы экологических работ надо считать широкое сопоставление роли и влияния внешних и внутренних факторов в ходе жизненных циклов. До последнего времени об изучении взаимоотношений организма и среды в экологии много писалось, но конкретных сопоставлений, анализа реальных форм такого взаимодействия почти не производилось: главное внимание обращено было на внешнюю среду, организм же как рецептор этих воздействий почти не изучался с экологических позиций. В этой области экологические исследования советских орнитологов были тесно связаны с морфогенетическими и физиологическими работами. Особенно значительные успехи были достигнуты в изучении процессов размножения и линьки и их соотношений в цикле периодических явлений (Ларионов, 1945 и др.) и в отношении изучения поведения, нервной деятельности (Промптов, Васильев и др.).

В результате, экологические исследования советских орнитологов послужили ценным вкладом для выяснения многих общих вопросов, представляющих большой интерес и для эволюционной теории, и для систематики, и для биогеографии. Это — проблемы реальных соотношений организма и внешних условий существования, разрешаемые и методом наблюдения, и путем эксперимента; адаптивные стороны межвидовых различий и особенностей внутривидовых вариаций; специфическая роль определенных внешних и внутренних факторов в важнейших проявлениях жизнедеятельности организма в разных условиях и т. д.

Центральной проблемой орнитологических работ экологического направления было изучение жизненного цикла птиц, главным образом периодических явлений. Вопрос этот изучался в двух основных направлениях. Первое направление характеризуется изучением биотопических условий распространения и их влияние на цикл, а также трофических условий. В этом отношении надо упомянуть об исследованиях Формозова о роли снежного покрова (1946), его же по экологии водоплавающих и степных птиц в северном Казахстане (1937 и т. д.), о биотических связях между хищными птицами и грызунами (1934, 1937); работы разных авторов о зимовках водоплавающих (Исаков, 1940; Тугаринов и Козлова, 1935, 1938; Дементьев, 1944 и др.); исследования по экологии колониальных видов птиц, а также по экологическому значению и эволюции колониальности (на Мурмане по чистиковым — Кафтановский, 1942, 1946; по чайкам — Модестов, 1942; Горчаковская, 1944; Исаков и др.; Козлова, Дюнин и т. д.; над различными колониальными видами на островах Арктики — Портенко, Красовский, Демме и др.); работы по влиянию особо неблагоприятных метеорологических условий (засуха — Птушенко, 1938; необычайно суровые зимы — Дементьев, 1941 и др.; летняя и зимняя депрессия в пустынях — цикл работ по теплому времени года — Кашкаров и сотрудники; по зиме в Кара-кумах — Виноградов и Аргиропуло, 1938; Дементьев и Рустамов, 1944; Рустамов, 1947); наконец, весьма многочисленны исследования разных авторов, касающиеся питания отдельных групп и видов птиц, его сезонных, возрастных и иных изменений.

Второе основное направление изучения жизненного цикла птиц — выяснение взаимосвязей между внешними и внутренними условиями в процессах периодических явлений (главным образом размножения и линяния), а также связей между этими процессами. Проблема эта решалась путем изучения ее как в природных условиях, так и в эксперименте. Эти работы представляют большой интерес и новизну не только для экологии, но и для систематики и для эволюционной теории. Выясняя отношения организма к определенным внешним условиям существо-

вания, имеющимся в природе, и, проверяя реальность их при помощи эксперимента, можно уже конкретно, а не в виде общих рассуждений, подойти к таким кардинальным вопросам, как адаптивность видовых различий и внутривидовых вариаций, выяснить специфичность роли определенных внешних и внутренних факторов в жизнедеятельности и, наконец, уточнить представления о приспособлениях животных к разным условиям существования, в частности географическим, ландшафтным.

Вопросы соотношения внешних и внутренних факторов в жизненном цикле птиц получили в трудах советских орнитологов широкое освещение. Здесь прежде всего следует иметь в виду изучение процессов размножения и линьки (Ларионов, 1945 и др.; Светозаров и Штрайх, Новиков, Войткевич, Бельский и др.). Этими исследованиями, произведенными главным образом в экспериментальных условиях, в значительной мере выяснены роль и механизм действия эндокринной регуляции в жизни птиц; установлены общие закономерности так называемого «дефинитивного» развития, т. е. периодически продолжающихся процессов развития во взрослом организме (размножения и смены покровов); определен механизм действия различных внешних факторов в цикле периодических явлений (в этой области заслуживает упоминания работа Машковцева, 1935). Окончательно установлена специфическая роль света как стимулятора периодического развития половой системы наземных позвоночных.

Другая группа экологических работ, относящихся к изучению цикла жизнедеятельности птиц, основывается главным образом на добытых путем наблюдений в природе материалах. Громадное количество соответствующих фактов содержится в новейших (отчасти и старых) фаунистических исследованиях. Специальные исследования касались главным образом географических изменений жизнедеятельности широко распространенных видов птиц; изменений процесса размножения, линяния, сезонного размещения популяций в разных географических условиях (ландшафтные зоны и т. п.). При этом выяснялось отношение к температуре, условиям освещения, сезонным изменениям общей фенологии; календарное течение годовых циклов, особенности размножения (в частности плодовитость и некоторые связанные с ней вопросы динамики популяций), ход линяния и т. д. В результате этих исследований, опубликованных пока лишь частично (Дементьев, 1946, 1947 и др.), удалось установить, что отличия между географическими формами птиц в экологическом отношении обычно охватывают все или во всяком случае основные, или хотя бы многие стороны жизнедеятельности и носят, следовательно, весьма глубокий характер. По своему значению они обычно далеко превышают соответствующие внешние морфологические особенности данной географической формы, указываемые систематиками, и носят хорошо выраженный приспособительный характер. Кроме выяснения общих закономерностей географических вариаций экологии птиц, это направление работ нашло свое отражение в ряде повидовых монографий (белая куропатка — Михеев; североатлантические чистики — Кафтановский; рябчик — Формозов и др.; глухарь — Теплов, Кириков, Семенов-Тянь-Шанский и др.; фазан — Строганов, Тугаринов и Козлова, Мекленбурцев, Д. Дементьев, Шатас; некоторые виды чаек — Исаков, Модестов, Горчаковская и др.; сокола, в частности кречеты — Дементьев; разные хищники — Осмоловская; кряква — Ларионов; серая ворона — Чмутова-Ларионова; домовый воробей — Спангенберг и т. д.). Общим итогом всех этих исследований должна служить эколого-географическая монография птиц СССР, над которой работают зоологи Московского университета. В настоящее время закончены обработкой отряды: кукушки, удоды, ракшеобразные (Судиловская), голенастые и

козодои (Спангенберг), голуби (Мекленбурцев), трехперстки, рябки, совы, дневные хищники (Дементьев). Приступлено к описанию отрядов пластинчатоклювых (Исаков), стрижей (Птушенко), дятлов (Гладков). Эта работа, обратившая на себя большое внимание как в нашей стране, так и за ее пределами, имеет несомненно большое значение и отмечает собой известный этап зоологических исследований нашей фауны. Как уже говорилось, теоретической проблемой, лежащей в основе этой монографии, служит выяснение «географических» изменений организма, взятого как целое с точки зрения морфологии и экологии. Наша страна с ее широкой гаммой переходов от одной ландшафтной зоны к другой служит если не единственным, то наиболее удобным полем для подобного рода исследований, а изучение птиц в ней, хотя и далекое от окончания, настолько продвинулось вперед, что дает возможность не только постановки, но и разрешения этой грандиозной проблемы.

Наконец, следует остановиться на изучении частных, но существенных экологических проблем. Прежде всего — вопрос о периодических колебаниях численности у позвоночных, о динамике популяций. Некоторые общие закономерности этих колебаний были вскрыты Формозовым (1934), а С. Северцов (1941) выдвинул ряд соображений о динамике популяций, обратив главное внимание на явления борьбы за существование и пользуясь математической методикой Вольтерра. Много материалов по этому вопросу содержится и в разных фаунистических и экологических работах. Технике количественного учета птиц, далекой впрочем от совершенства, но весьма важной для изучения динамики популяций, посвящен ряд работ (Кашкаров, 1927; Лаптев, 1935; Дергунов, 1923 и др.).

Значительное развитие получили работы, касающиеся перелетов и сезонного размещения птиц. Они связаны как с общим развитием фаунистических исследований так и, в особенности, с организацией планомерного кольцевания. Основной базой для кольцевания служили возникшие после Октябрьской революции заповедники, в особенности прикаспийские — Астраханский, Кызыл-Агачский, Гассан-Кулийский, а также Мурманский на Семи островах. Более или менее систематически проводилось кольцевание птиц в Арктике. Проведены специальные экспедиции для кольцевания и изучения пролета птиц. В результате, выяснены с достаточной полнотой общие направления и ход перелетов птиц на территории СССР, в особенности в западной ее части; расположение зимовок и соотношение их с гнездовыми областями; особенности сезонного размещения основных популяций некоторых видов; «консервативность» распространения птиц применительно к территории СССР и проблема оседлости у птиц; наконец, точная картина миграций у птиц (ненырковых уток — Тугаринов и Вучетич; морянки — Михеев; обыкновенной чайки — Птушенко; разных чаек, гусей, чистиков, гагар, некоторых хищных — Дементьев; все работы — в «Трудах Центрального бюро кольцевания», 1937—1947). Экспериментальное изучение перелетов путем кольцевания тесно связывалось с общим изучением цикла периодических явлений у птиц, о чем мы уже говорили выше. Помимо кольцевания, перелеты птиц изучались и путем непосредственных наблюдений в природе, и с фенологических позиций.

Общего содержания работы, излагающие результаты изучения перелетов птиц главным образом на основе собранного в СССР материала, опубликованы Промптовым (1941) и Мензбиром (1933), первым — с экологической, а вторым — с зоогеографической точки зрения. Перелетам птиц на территории СССР с исторической точки зрения посвящено несколько работ Тугаринова.

Довольно много внимания уделено было изучению полета птиц. Аэродинамической стороной явления, в которой впрочем остается еще

много неясного, занимались Голубев (механика движения машущего крыла), Тихонравов (общие вопросы), Шишкин («прочность») и др. Биологические стороны проблемы затронуты отчасти Штегманом (1934), но главным образом и всесторонне Гладковым. Исследования последнего, опубликованные пока лишь частично и в форме отдельных статей (1934—1947), вскрыли ряд интересных зависимостей в пропорциях тела, определяющих характер полета птицы; в них впервые экологически обоснованно разработаны типы полета птиц; установлено значение для полета «фактора масштаба» (размеры птицы) и конкретное значение атмосферного фактора; наконец, дан анализ выяснения биологического значения полета, как формообразующего в эволюционном смысле фактора.

Из смежных с экологией птиц вопросов остается упомянуть об изучении паразитов птиц (работы школы Догеля, главным образом Дубинина, разбирающие проблему с эколого-географической точки зрения и содержащие, помимо интересных обобщений, большое число новых таксономических и экологических фактов; изучение пухоедов — Благовещенский, 1940; изучение кровепаразитов птиц — Засухин; изучение роли птиц как переносчиков разных болезней, в частности дальневосточного энцефалита, в лаборатории акад. Павловского), а также об изучении высшей нервной деятельности птиц. Кроме чисто физиологических работ по последнему вопросу (Баяндуров, Попов, Васильев и др.), сделанных в основном по методике павловской школы, исследовалась и эколого-физиологическая сторона поведения птиц (цикл работ Промптова, главным образом по воробьиным); в результате, кроме многих частных, но весьма интересных выводов, можно считать установленным, что у птиц условно рефлекторные и инстинктивные формы поведения имеют примерно равноправное значение. Работы по поведению попугаев опубликованы Н. Н. Котс.

Разработка систематических вопросов требовала много сил и времени от советских орнитологов. Кропотливое и трудоемкое выяснение состава фауны с таксономической точки зрения представляет собой основной фундамент для развития любых исследований в иных направлениях — экологическом, биогеографическом и т. д. И по практическим, и по теоретическим соображениям главное внимание пришлось уделить изучению видов и внутривидовой изменчивости.

Центрами систематических работ были Зоологический институт Академии Наук в Ленинграде и Зоологический музей Московского университета, накопившие колоссальный фактический материал (коллекции по птицам восточной Палеарктики). Работа сводилась к критической ревизии всех найденных на территории СССР и описанных ранее (нередко, к сожалению, без достаточных оснований) форм, к тщательному их морфологическому и биогеографическому изучению. Ревизии эти основывались на исследовании отдельных видов и групп, на возможно более широком материале. В результате, удалось составить не только почти исчерпывающее представление о составе фауны птиц СССР (виды, географические расы), но и притти к ряду существенных обобщений по вопросам видообразования вообще. Только теперь мы можем дать, наконец, итоговые цифровые данные о фауне птиц СССР и об ее отношении к мировой фауне.

О систематических и фаунистических сводных описаниях нашей авифауны, соответствующих современным научным требованиям и отсутствовавших у нас со времени «Зоографии» Палласа (1811), уже упоминалось.

Естественно, что многочисленные и тщательные исследования советских орнитологов (Сушкин, Серебровский, Штегман, Козлова, Тугаринов, Портенко, Птушенко, Судиловская, Гладков, Дементьев и др.), на

которых здесь нет возможности останавливаться, дали очень много для теории вида, в особенности для характеристики политипического вида. Много внимания уделено было морфологическим закономерностям географических изменений птиц (Серебровский, 1925; Дементьев, 1941; Федюшин, Волчанецкий и др.). На основании орнитологического материала была предложена теория эколого-географического изоморфизма теплокровных позвоночных, как интегрального результата морфо-физиологических и экологических адаптаций их организма (Дементьев, 1946). Наметились пути и достигнуты уже серьезные результаты, путем изучения вопроса в природе и в эксперименте, в выяснении специфических формообразовательных факторов, действующих в процессе внутривидовой дивергенции (Ларионов и др.); в частности разработана новая теория возникновения географических вариаций окраски птиц, трудно поддававшихся ранее объяснению с позиций прогрессивной приспособительной эволюции (Дементьев и Ларионов, 1944), и удалось дать исчерпывающую формулировку правилу климатических вариаций окраски, как характерному для определенного типа условий существования корреляту уровня энергетического баланса организма (Дементьев, 1947). В решении этих вопросов удалось достигнуть известного синтеза описательного и экспериментального метода, что с точки зрения так называемой «новой систематитики», в понимании ее, предложенном Дж. Гексли, представляется существенным и необходимым.

Различные факторы изоляции — экологические, генетические, географические — изучались рядом авторов (Промптов, Дементьев и др.). Значительное внимание уделено было описанию и объяснению случаев, пограничных между категориями «вид» и «подвид», представляющих собой интересный этап видообразования (общий анализ для фауны СССР у Дементьева, 1934, 1938; несколько работ Штегмана и других, касающихся отдельных подобных случаев). В ряде исследований изучались особенности индивидуальной изменчивости — в этом отношении особый интерес представляет работа Котса о «гомологических» рядах вариаций окраски тетеревиных птиц (1937).

К сожалению, работ по генетике птиц, имеющих такое большое значение для систематики, было немного (работы Серебровского и других о гибридологических границах между некоторыми видами; работы того же автора, касающиеся генетического анализа пород домашних кур и т. п.).

В заключение обзора таксономических работ советских орнитологов надо остановиться еще на одном вопросе. Как известно, изучение внутривидовой изменчивости, выявление и описание подвидов, которыми так много занимались систематики в первые десятилетия текущего столетия, оставляли у биологов других специальностей, в частности у интересующихся общими вопросами теории эволюции, известную неудовлетворенность. Диагностические признаки подвидов, указываемые таксономистами, будь то внешние или внутренние (остеологические, у млекопитающих — в особенности краниологические), носят нередко, и даже обычно, несущественный с биологической точки зрения характер. Эти признаки часто ограничиваются незначительными особенностями величины, пропорций, окраски. Конкретное биологическое значение этих особенностей и их эволюционный смысл оставались обычно неясными (или служили предметом малоубедительных спекуляций с позиций ортогенеза и т. п.). Этот неприспособительный сам по себе характер проявления географических изменений или во всяком случае трудности приспособительного их объяснения нередко даже приводили эволюционистов к попыткам отрицать реальность их существования (тем не менее совершенно доказанную и очевидную для каждого специалиста) или припи-

сывать этим явлениям значение модификаций, что находится в резком противоречии с фактическим материалом. Естественно возникает вопрос, не имеется ли у организмов, принадлежащих к одному виду, но живущих в разных условиях, особенностей, кроме подмечаемых обычно систематиками. Вопрос этот для изучения «микроэволюции» имеет крайне важное значение. В результате исследований наших орнитологов (в Московском университете, Дементьев и др.) по систематике и экологии птиц удалось показать, что различия между географическими формами птиц (отчасти и близкими видами) обычно охватывают существенные стороны их образа жизни, экологии. Внешние отличия географических рас могут быть весьма незначительны, но они коррелятивно связаны с глубокими изменениями в организме. Правильная оценка географических вариаций требует изучения организма не только с позиций морфологии и биогеографии, как это обычно делается (с учетом еще «гибридологического» критерия), но и с точки зрения всей его жизнедеятельности, экологии в широком смысле. Этот существенный теоретический вывод открывает широкие перспективы исследования, и большой заслугой советских орнитологов-систематиков служит и то, что они к нему пришли, и то, что они развернули широкие исследования по этой проблеме (см. выше об эколого-географическом описании фауны птиц СССР).

Морфологические работы в области орнитологии производились у нас в разнообразных направлениях. Характерной особенностью их за последние годы был так сказать динамический подход — изучение морфологии в процессе онтогенетического развития, с одной стороны, и с точки зрения функций действия структур и организма в целом, с другой стороны. Морфологические работы в области индивидуального развития в значительной мере сочетались с экспериментом и с исследованиями по механике развития. Таким образом, преобладало морфо-физиологическое направление, хотя и классическое сравнительноаналитическое также не оставалось без внимания. Если делить морфологические исследования на три группы — изучение эмбрионального, постэмбрионального и дефинитивного строения организма, то приходится отметить, что на орнитологическом материале разрабатывались в интересующее нас время главным образом две последние группы.

Строение яйцевых оболочек птиц, главным образом со сравнительноанатомической точки зрения, подробно изучено Садовым (1946). Изучались эмбриональные адаптации у птиц в сопоставлении их с имеющимися у рептилий (Сергеев, 1943). В фаунистических работах имеется много описаний внешней морфологии яиц (особенно у Спангенберга, 1936—1941), а также материалов по изменению яйцевых оболочек по мере насиживания (заповедник Семь островов, Кафтановский, Горчаковская и др.). Ряд исследований посвящен вопросу развития птичьих эмбрионов в условиях инкубации, в частности — формативному влиянию внешних условий, выяснению оптимальных условий, тератологическим уклонениям (главным образом у кур, работы Пенионжкевича, Орлова и др.). Вопросы температурного режима эмбрионального развития гаги разобраны в работе Рольник, получены такие данные и относительно других видов. Производились, наконец, сравнительноэмбриологические исследования разных групп и жизненных форм птиц (главным образом Синицкий).

В области морфологии постэмбрионального периода у птиц значительные успехи достигнуты по вопросам роста и развития.

Теоретические соображения о росте птиц развиты были Шмальгаузеном (в особенности 1933—1938) и другими. Многие работы, начиная от замечательных исследований М. М. Завадовского, касались развития признаков пола у птиц. Выяснен ряд существенных вопросов влияния определенных внешних факторов как на постэмбриональное, так и на

дефинитивное развитие организма, в особенности на процессы линьки и размножения (Ларионов, 1945 и др.; Новиков, Светозаров, Войткевич, Бельский, Б. Завадовский и др.). Особое внимание в этой группе уделялось эндокринным факторам развития.

Функционально-морфологические исследования советских орнитологов не достигли еще широкого размаха, но все же показывают тенденцию к быстрому развитию. Из общих вопросов центральное место в них занимает выяснение морфологических структур и их функций, связанных с полетом и определяющих типы полета (упомянутые выше исследования Гладкова, отчасти и других авторов).

Другие работы касались характеристики отдельных групп и «жизненных форм» (биологических типов) птиц: чистиков (Кафтановский), бакланов (Колесников), дятлов (Познанин), утиных (Родионова), соколов (Дементьев, Юдин) и т. д.

Сравнительноанатомические исследования велись в двух направлениях: с одной стороны, описания отдельных органов и их систем у разных групп, с другой — общего разбора строения некоторых групп и видов в целях выяснения их систематического положения и эволюции. К первому направлению относятся исследования строения крыла (Шестакова, 1925, 1928), позвоночника (Шабловская, 1925), слухового аппарата (Домбровский, 1925; Туркевич, цикл исследований), обонятельного аппарата (Киселева, 1937), гортани (Тереза, 1940), костной ткани и ее гистогенеза (Тимофеев, 1042; Мальцев, 1940), слюнных желез (Тихомиров, 1927), покровов (Матвеев) и др. По сравнительной морфологии отдельных групп произведены исследования вьюрков (Сушкин), овсянок (Шестакова, 1937), бескилевых и вороновых (Судиловская, 1931, 1933), кайр, дятлов (Красовский) и др. Ряд соответствующих сведений приводится и в таксономических ревизиях отдельных групп и форм.

Результаты работ советских орнитологов не исчерпываются, разумеется, приведенными выше краткими сведениями о развитии основных отраслей орнитологии — экологии, таксономии, морфологии, фаунистики, биогеографии.

Довольно много сделано по вопросам истории орнитологии как вообще, так в особенности в нашей стране. Опубликован общий обзор истории орнитологии (Дементьев, 1941), жизнеописания крупнейших русских орнитологов (Мензбира, Сушкина, Бутурлина, Зарудного, Эверсманна и др.— главным образом в изданиях старейшего ученого общества нашей страны — Московского общества испытателей природы, так много способствовавшего развитию у нас орнитологии). Много обзоров посвящено изучению фауны отдельных районов. Наконец, внимание уделялось и ранней истории орнитологии, эпохе средних веков (Дементьев, 1944).

Палеорнитология не получила у нас большого размаха по общей причине — из-за естественной скудости ископаемых остатков птиц. Однако и в этой области сделано несколько интересных открытий — описаны новые виды и формы, дающие материал для палеэкологических и биогеографических видов (Тугаринов, Зубарева, Рябинин, Серебровский). Монографически обработаны ископаемые страусы (Бурчак-Абрамович). Много результатов дали исследования кировых отложений в Бинагадах в Азербайджане, обработанные Серебровским (1945) и могущие по богатству содержания сравниться, до известной степени, со знаменитой фауной из Ранчо-ла-Бреа в Калифорнии.

О фауне птиц Крыма во время вюрмского оледенения и в последующий отрезок времени получены весьма интересные сведения Тугариновым; изучались и остатки костей птиц из палеолитических стоянок Сибири и т. д. Наконец, нельзя не упомянуть об экопалеорнитологических работах: тщательное изучение летательного аппарата первоптиц пока-

зало, что они не обладали возможностями активного полета (Гладков, также Штегман).

В наши задачи не входит оценка практических достижений советской орнитологии в вопросах помощи птицеводству, регулирования охотничьего дела, охраны природы и т. д. Отметим лишь, что во все эти области орнитологи внесли свой существенный вклад, в особенности в дело использования и охраны природных производительных сил. В этом отношении особенно значительны заслуги Житкова и Бутурлина, ныне покойных.

В общем, можно сказать, что наша орнитологическая наука за тридцать лет получила широкое развитие, масштаб которого далеко превосходит все то, что мы имели в начале текущего столетия. Советская орнитология при этом шла своими оригинальными путями. Характерные особенности наших орнитологических исследований — это прежде всего широкая синтетическая методика, тесная связь работ с общими проблемами зоологии. Это весьма положительное явление отметили при ознакомлении с орнитологическими работами, проводящимися в Московском университете и в Академии Наук, делегации иностранных ученых — участники празднования юбилея Академии Наук СССР в 1945 г., в частности Дж. Гексли. Полевые орнитологические исследования, работа «в природе», тесно сочетаются у нас с экспериментальной и теоретической работой. Это в полной мере относится и к экологическим, и к таксономическим, и к морфологическим исследованиям. Орнитология у нас тесно связана и с общими географическими вопросами. В частности, в экологии создано новое направление, которое можно назвать «зональной аутоэкологией»,— выяснение и изучение деятельности организма в различных жизненных зонах. Вместе с тем для нашей орнитологии характерен «историзм», трактовка всех вопросов с исторических позиций, в историческом их развитии; наконец — связь теоретических исследований с потребностями практической жизни. В ряде отношений наша орнитология представляет у нас, как впрочем и в других странах, наилучше разработанную и передовую ветвь зоологии позвоночных. Высокий уровень достигнутых за последнее тридцатилетие знаний в области орнитологии позволяет развивать ее в дальнейшем в том широком синтетическом направлении, которое намечается в современной биологии и в котором наша орнитология сделала и теперь существенные успехи.

Литература [1]

1. Бобринский Н. А., Обзор и очередные задачи исследования фауны позвоночных Туркестана, Тр. Н.-и. ин-та зоологии МГУ, III, 2, 1929.—2. Дементьев Г. П., История орнитологии, Руководство по зоологии, т. VI, Птицы, 1940.—3. Дементьев Г. П., Двадцать лет орнитологических работ в СССР (1917—1937), Зоологический журнал, XVI, 5, 1937.—4. Дементьев Г. П., 20 лет работы московских орнитологов (обзор), Бюлл. Моск. об-ва испытат. прир., отд. биол., 6, 1937.—5. Дементьев Д. П., Очерк истории изучения фауны позвоночных Киргизской ССР, Наука в Киргизии за 20 лет (1926—1946), 1946.—6. Емельянов А. А., Очерк исследований наземных животных Дальнего Востока, Вестн. ДВ филиала Академии Наук СССР, № 27, 1937.—7. Матвеев Б. С., Двадцать лет исследований по морфологии позвоночных животных в СССР, Зоологический журнал, XVI, 5, 1937.—8. Рустамов А. К., Краткий обзор зоологических исследований, произведенных в Туркмении за 20 лет, Изв. Туркм. филиала Академии Наук СССР, 2—3, 1944.—9. Тугаринов А. Я., Птицы, Успехи биологических наук в СССР за двадцать пять лет, 1945.—10. Тугаринов А. Я., Успехи советской орнитологии, Природа, 10, 1937.—11. Формозов А. Н., Краткий обзор работ по экологии птиц и млекопитающих за двадцатилетие (1917—1937), Зоологический журнал, XVI, 5, 1937.—12. Штегман Б. К., Советская орнитология за двадцать лет, Изв. Академии Наук СССР, 1937.

[1] Приводим лишь ту литературу, которая непосредственно касается истории орнитологических исследований за последнее тридцатилетие.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVI 1947 ВЫП. 5

ИТОГИ ЗООЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО МЛЕКОПИТАЮЩИМ И ПТИЦАМ В ЗАПОВЕДНИКАХ СССР

А. А. НАСИМОВИЧ и В. А. АРСЕНЬЕВ

Главное Управление по заповедникам при Совете Министров РСФСР

I

Старая Россия совсем не знала государственной системы заповедников, организация которых стала возможна лишь после Великой Октябрьской социалистической революции. Первый заповедник — Астраханский — был создан в нашей стране в 1919 г., а 14 мая 1920 г. В. И. Ленин подписал декрет об учреждении Ильменского государственного заповедника. В настоящее время число заповедников в СССР превышает 90, а общая площадь, занятая ими, равна приблизительно 12,2 млн. га. Многие из них достигают значительных размеров, превосходя территории некоторых европейских государств: Сихотэ-Алинский — 1 700 тыс. га, Кроноцкий (на Камчатке), Саянский и Алтайский — каждый по 1 млн. га, Кондо-Сосвинский — 800 тыс. га, Баргузинский и Алма-Атинский — по 0,5 млн. га, Кавказский — 500 тыс. га, Лапландский — 150 тыс. га и т. д.

В большинстве заповедников, почти одновременно с их организацией, было начато деятельное изучение природы, причем зоологические исследования заняли ведущее место. Отсутствие промысла, охрана и другие мероприятия способствовали росту поголовья диких животных, благодаря чему многие из них стали более доступными для наблюдений. Это позволило в ряде случаев, при ведении экологических исследований, перейти на сбор материалов путем одних наблюдений в природе, не прибегая к обычному отстрелу и отлову. Стационарные исследования с охватом ими всех сезонов, включая и наименее изученный — зимний, явились основной формой большинства экологических работ заповедников, в результате чего были изучены циклы периодических явлений многих видов. Наряду с углубленной разработкой аутэкологии, заповедники в ряде случаев смогли определить связи, место и роль отдельных видов в природном комплексе, добившись успехов и в сложных синэкологических проблемах.

Не имея возможности в кратком обзоре остановиться на всех зоологических работах, выполненных в заповедниках,— полный список их, включая рукописи, составляет более 600 названий, мы, по необходимости, ограничились наилучше изученными группами — млекопитающими и птицами, сосредоточив основное внимание на экологических проблемах.

При составлении настоящего очерка нам было оказано большое содействие со стороны В. Н. Макарова. А. Н. Формозову и Г. П. Дементьеву, а также В. В. Кучеруку авторы обязаны рядом ценных указаний.

В СССР заповедники охватывают почти все природные зоны нашей страны, от Арктики до крайнего юга и от западных границ до тихоокеанского побережья. По многим заповедникам закончены обстоятельные эколого-фаунистические сводки по млекопитающим и птицам, дающие весьма полное представление о фауне их природных зон. В ряду большого числа подобных работ особенно следует отметить труды заповедника «Семь островов» на восточном Мурмане, Лапландского, Печерско-Илычского, Кондо-Сосвинского, Астраханского, Башкирского, Ильменского, а также большого числа горных заповедников по южным и восточным окраинам нашей страны. Благодаря исследованиям, проведенным в этих заповедниках, выяснен состав фауны млекопитающих и птиц до этого наименее изученных частей СССР.

В заповеднике «Семь островов», самом северном из ныне существующих, были установлены особенности структуры «птичьих базаров», взаимоотношения их отдельных членов и подробно описаны циклы периодических явлений ряда северных видов: чистиковых (Fratercula arct ca, Cephus grylle, Uria aalge, U. lomvia, Alca torda), некоторых чаек, обыкновенной гаги и других (Кафтановский, Модестов, Белопольский и др., 1938/1947 [1]). Горчаковской (1944) дана сводка по птицам района, в которой показаны характерные черты биологии арктических птиц, а также содержатся общие теоретические соображения о взаимных связях отдельных периодических явлений (размножение и линька) у этих видов. Рольник (1940) добилась больших успехов в экспериментальной инкубации яиц гаги. Ряд видов морских птиц был изучен с точки зрения функциональной морфологии (Кафтановский, 1941).

В Лапландском заповеднике перемежаются участки северной, уже сильно угнетенной и разреженной тайги с озерами и горной тундрой, и таким образом этот заповедник по своим ландшафтным условиям является переходным. Усилиями большого коллектива зоологов (О. Семенов-Тян-Шанский, Г. Новиков, Владимирская, Насимович, Белопольский и др., 1934—1947) была хорошо изучена фауна наземных позвоночных и экология наиболее типичных видов — как таежных, так и тундровых: дикого северного оленя, норвежского лемминга, тундряной куропатки, глухаря и многих других. Установлены основные факторы, определяющие численность большинства животных. Новиковым (1939) показано своеобразие хвойных лесов Кольского полуострова, как среды обитания млекопитающих и птиц, в сравнении с лесами средних широт, одновременно освещена роль животных в жизни леса. В экологических исследованиях Семенова-Тян-Шанского, Насимовича и Владимирской значительное внимание уделено выяснению типов приспособления животных к движению по снегу, добыче корма и защите от холода в зимний период. В районе Лапландского заповедника, как известно, проходит северная граница распространения лося, лесной куницы и белки, поэтому изучение их экологии дало много важного для познания биологии этих видов в целом.

В изучении таежной фауны особенно много сделали два заповедника: Печорско-Илычский и Кондо-Сосвинский. В первом из них проведены многосторонние эколого-фаунистические исследования позвоночных (Тепловы, Никольский, Дормидонтов, Самородов, Донауров, Юргенсон, 1936—1947), результаты которых явились ценным вкладом в познание фауны североевропейской тайги. Особенно следует выделить многолетние (1937—1947) стационарные исследования В. Теплова и Е. Тепловой, собравших обширный материал по экологии наиболее характерных представителей печорской тайги — лося, бурого медведя, лесной куницы,

[1] Годы опубликования или составления работ.

глухаря, а также выдры, лисицы, многих водоплавающих и хищных птиц. Значительный интерес представляет их работа о роли снежного покрова как биологического фактора в жизни млекопитающих и птиц северной тайги. Для многих видов (тетеревиные, лось, лисица, рысь, крот) Тепловым выяснены факторы, определяющие направление динамики численности их популяций.

В трудах В. Скалона и Раевского (1940—1947), вместе с другими зоологами занимавшихся изучением фауны Кондо-Сосвинского заповедника, хорошо описана приобская тайга и ее звери и птицы; жизни соболя посвящена монография Раевского (1947), речным бобрам — Скалона (1945) и Георгиевской (1946).

В полосе южной тайги и смешанных лесов разбросано значительное количество заповедников. Из большого числа законченных ими зоологических исследований особенно следует остановиться на работах Башкирского (Кириков; С. и Е. Снигиревские, 1937—1947) и Ильменского (Ю. Аверин, Снигиревский, Дукельская, Ушков, 1928—1944) заповедников, давших наиболее полное описание фауны южного Урала. Тетеревиные (Кириков), хищные птицы (Ушков) и копытные (Аверин, Ушков, Куражсковский, 1940—1947) явились здесь предметом многолетних наблюдений, в результате чего их экология освещена с большой тщательностью. В обоих заповедниках значительное внимание уделено «снежному» фактору, вызывающему широкие сезонные миграции косуль (Аверин, 1940), а в наиболее малоснежные и суровые зимы «вымерзание» кротов и массовую гибель некоторых видов рыб (Кириков, 1946).

Фауна широколиственных лесов и лесостепи была довольно хорошо изучена еще до организации здесь заповедников, однако именно в них экология некоторых видов, например, выхухоли и речных бобров (Труды Воронежского, Хоперского, Окского и других заповедников, 1940—1947) получила наиболее полное освещение. В заповеднике «Лес на Ворскле» (Курская обл.) ведутся синэкологические исследования млекопитающих, птиц и беспозвоночных (Крень, 1939; Г. Новиков), имеющие своей задачей описание структуры и особенностей биоценозов широколиственных лесов. Интересные наблюдения по сукцессии фауны насекомых, птиц и мышевидных в усыхающих дубовых лесах проведены в Воронежском заповеднике Кошкиной (1947).

Значительный вклад в изучение наших степей и островных лесов сделан Центрально-Черноземным (Птушенко, 1940) и Наурзумским (Формозов, Деливрон, Михеев, Ульянин, Осмоловская, 1938—1945) заповедниками. В последнем не только хорошо обследована фауна наземных позвоночных местных степей и экология наиболее типичных ее представителей, но и намечены, общие для всей ландшафтной зоны, экологические закономерности (Формозов).

В среднеазиатских союзных республиках имеется ряд пустынных заповедников. В Репетеке (восточные Кара-Кумы) в течение нескольких лет плодотворно работает Стальмакова, занимающаяся изучением млекопитающих, главным образом грызунов. Явление значительной зимней депрессии в жизни позвоночных пустыни установили в том же заповеднике Виноградов и Аргиропуло (1938), а также Дементьев и Рустамов (1944). В районе Бадхызского заповедника, расположенном в южном междуречье Мургаба и Теджена, интересные исследования по экологии млекопитающих проведены Ищуниным, Коровиным, Гептнером, Тишкиным и другими (1938—1945). Горная фауна предгорий Парапамиза в том же заповеднике описана Дементьевым, Спангенбергом и Рустамовым (1947).

Переходя к горным заповедникам, широко разбросанным по окраинам страны, от Крыма и Кавказа на западе до Сихотэ-Алиня и Камчатки на востоке, мы прежде всего должны отметить большое разнообразие представленных в них ландшафтов, во многих случаях сочетаю-

щееся с пестрым фаунистическим составом. Сложная экологическая обстановка, где взаимодействуют многие факторы, сильно осложняет работу натуралиста в горах и тормозит накопление знаний в этой области. Поэтому широких географических обобщений о характере и типах животных комплексов наших гор пока не дано и заповедники еще только прокладывают к этому путь, заканчивая общее описание своей фауны и изучение экологии отдельных видов.

В настоящее время лучше других изучена природа Крымского (Пузанов, Даль, Котовщикова, Гептнер, Рухлядев, 1927—1941) и Кавказского (Туров, Насимович, Аверин, Теплов, Жарков, Донауров и др., 1928—1945) заповедников. В горах Средней Азии обстоятельные исследования по экологии позвоночных проведены в Алма-Атинском заповеднике (Шульпин, Огнев, 1939—1940) и «Аксу-Джебаглы» (Таласский Ала-Тау, Кашкаров, В. Шевченко, 1923—1946). Большой вклад в изучение природы своего края сделали Алтайский заповедник (Дмитриев, Фолитарек, Дементьев, Юргенсон, Ф. Шапошников, Туров, Колосов, 1938—1940), Сихотэ-Алинский (Капланов, Спангенберг, Салмин, Шамыкин, 1938—1946) и Судзухинский (Белопольский, Бромлей, 1946—1947).

Многолетним стационарным исследованиям Ю. Аверина мы обязаны первыми обстоятельными сведениями о фауне наземных позвоночных Кроноцкого заповедника и Камчатки в целом. В Кроноцком заповеднике прихотливо сочетаются высокие — до 3,7 тыс. м — вулканические горы с большими массивами лесов каменной березы (Betula ermani) и участками тундры. Авериным не только выяснены состав и специфические особенности местной фауны млекопитающих и птиц, но и сделаны интересные наблюдения по экологии снежных баранов, бурых медведей, каменных глухарей и других мало изученных видов. По мнению Аверина, необычайно снежная зима [2] и скудость кормов в этот период ограничивают численность копытных и многих других видов. Видимо эти же моменты являются одной из причин отсутствия в фауне Камчатки ряда сибирских форм.

Следует сказать, что во многих горных заповедниках снежный покров — один из наиболее мощных экологических факторов, обусловливающих широкие вертикальные миграции копытных, некоторых хищников и птиц. Вопрос этот, помимо Камчатки и некоторых вышеупомянутых заповедников, также изучался в Кавказском (Насимович, 1936—1940), Закатальском (Верещагин, 1937), Алма-Атинском (Соколов, 1939), «Аксу-Джебаглы» (В. Шевченко, 1945), Алтайском (Дмитриев, 1938), Сихотэ-Алинском (Капланов, 1938—1940), Судзухинском (Бромлей)и других заповедниках. Общие закономерности зимнего распределения копытных в связи с различной оснеженностью гор лучше всего изучены для западного Кавказа.

По берегам Каспийского моря расположено три заповедника: Астраханский в дельте Волги [3], Кизыл-Агачский (Азербайджанская ССР) и Гассан-Кули (Туркменская ССР). Зоологические исследования Астраханского заповедника имеют более чем двадцатипятилетнюю давность. Многие из них велись в плане изучения динамики природного комплекса дельты Волги в связи с регрессией Каспия. С большой тщательностью описана фауна позвоночных края и экология наиболее типичных ее представителей. Выяснено влияние сезонных изменений уровня воды в дельте на жизнь ее обитателей — зверей и птиц (Воробьев, Дюнин;

---

[2] Толща снега в лесу нормально достигает 2 м. В горах оголенные участки занимают незначительную площадь.

[3] Главное управление по заповедникам ведает только заповедниками РСФСР, вследствие чего зоологические исследования в каспийских заповедниках не имеют единого руководства.

В. и М. Дубинины, Ромашова, Исаков, Л. Н. Бородин, Модестов, Лавровский, Шатас, Ивлев, 1928—1946). В некоторые годы, когда в паводок уровень воды поднимается до 3,5—4,25 м выше ординара, залитыми оказываются 0,9 в другое время сухой площади дельты. В подобных случаях погибает весь или значительная часть приплода кабана (Лавровский), большинство кладок фазана (Шатас) и сильно страдают другие звери и птицы. Также губительно действие позднеосенних ветров — «морян», нагоняющих с моря массу воды.

Ромашовой (1940) и другими изучались биоценотические взаимоотношения в гнездовых колониях цапель, бакланов и др., позволившие сделать интересные выводы о структуре и жизни этих колоний. По Ромашовой в колониях цаплевых (Ardea cinerea, Egretta alba, E. garzetta, N. nycticorax и др.) отношения между особями как одного, так и разных видов всегда враждебны. Взаимопомощи, совместной защиты, организованной борьбы одного вида против другого в колониях нет, а каждая пара противопоставляет себя всем остальным. Поэтому синэкологического смысла в совместном гнездовании этих видов, по Ромашовой, нет; их объединяет в одном месте лишь совпадение экологических условий, необходимых для гнездования каждого вида в отдельности.

Модестов (1941—1943) большую роль в образовании птичьих колоний отводит крупным хищным птицам, в особенности чайкам, легко разоряющим одиночные гнезда, а также наличию значительных запасов корма. Последним объясняется приуроченность всех наиболее крупных колониальных гнездовий к берегам морей и больших водоемов, богатых планктоном и мелкой рыбой.

В течение долгого времени мы совсем не имели работ, дающих описание общих закономерностей зимней жизни птиц в районах их массовой зимовки в нашей стране: на юге Каспийского моря. С организацией Гассан-Кули и Кизыл-Агачского заповедников, наконец, были созданы условия для планомерного изучения вопроса. Первые исследования в заповедниках проведены экспедиционным путем (Лаптев, Сулима и Фрейберг, Тугаринов и Козлова-Пушкарева, 1934—1936); одновременно были начаты стационарные наблюдения, нашедшие свое отражение в трудах Воробьева, Исакова, Сазоновой и Дементьева (1940—1947).

В сводке Исакова (1940) показаны основные факторы, определяющие возможность перезимовки различных видов, географические границы их зимнего распространения, распределение птиц разного пола и возраста, а также сезонная и многолетняя динамика численности. Установлены особенности зимнего кормового рациона благородных уток, нырков, лысух и др., подробно охарактеризованы условия кормежки различных птиц, а также влияние на их популяцию таких неблагоприятных факторов, как морозы, штормы, длительное сохранение снежного покрова, загрязнение пера нефтепродуктами и слипание его от соли. Обосновываются северные границы массовых зимовок птиц: благородных уток — наличием достаточно кормных незамерзающих внутренних водоемов, нырков — отсутствием прибрежного льда, белолобых казарок, связанных в питании с определенного типа растительными формациями, а также колебания этих границ в зависимости от суровости зим. Наглядно показано, что колебания уровня Каспийского моря, изменение солености морских заливов, например Кара-Богаза, и некоторые другие моменты вызывают перемещение зимовочных участков.

В работе Дементьева (1945) содержится много дополнений к исследованиям Исакова и подробно разбираются общеэкологические вопросы особенностей цикла позвоночных в заповеднике Гассан-Кули.

Если сравнить результаты, достигнутые в изучении зимовок птиц на юге Каспия за весь дореволюционный период (Радде, Сатунин, Лоудон, 1885—1911), с итогами зоологических исследований, проведенных в

южнокаспийских заповедниках, то разница будет громадной. Вместо отрывочных случайных фактов, в последних трудах дана стройная картина зимней жизни большой популяции птиц.

III

Можно указать большое число видов млекопитающих и птиц, аутэкология которых в силу различных причин — трудности наблюдений постоянно преследуемых животных, их малочисленности и т. п.— вне заповедников не могла быть успешно изучена. Это относится к аутэкологии большинства хищных зверей и копытных, речного бобра, выхухоли и многих видов птиц. Ниже на конкретных примерах постараемся показать результаты работы заповедников в этой области.

В работах по биологии соболя можно наметить ряд последовательных этапов.

Первый, когда писавшие о соболе (Сабанеев, 1875) довольствовались опросными сведениями, вследствие чего в литературу проникло много неточных указаний, иногда искажавших представления о его биологии. Второй этап — попытка изучить жизнь соболя экспедиционным путем (Соловьев, Кожанчиковы, Доппельмайр, Дулькейт, 1921—1929), в конечном итоге также оказавшаяся недостаточной. Третий этап — переход к изучению соболя в условиях вольерного содержания, благодаря чему были установлены действительные сроки гона (Мантейфель, 1934) и выяснены некоторые другие стороны биологии хищника, что позволило начать разведение соболей в неволе. Однако только путем длительных стационарных наблюдений в природе, организованных в заповедниках, где соболь, будучи взят под охрану, значительно размножился, удалось получить достаточно полное представление об экологии этого вида.

Жизнь соболя в природной обстановке изучалась в ряде сибирских заповедников: Баргузинском (Сватош, Тимофеев; материалы по питанию определены Калабуховым, Фолитареком и Ченцовой), Саянском (Тимофеев), Сихотэ-Алинском (Абрамов), Кроноцком (Аверин) и Кондо-Сосвинском (Васильев, Раевский). Особенно следует отметить результаты, достигнутые Раевским (1947) в последнем заповеднике.

Труд Раевского, написанный на основе многолетних полевых наблюдений, за время которых в его руках перебывали десятки живых зверей, дает всестороннее освещение годового цикла жизни соболя в условиях обской тайги. Впервые описаны основные моменты размножения соболей в естественной обстановке. По сравнению со сроками гона, наблюдавшимися в условиях вольерного содержания, в тайге они более сжаты — с 20.VI по 20.VII, причем в гоне, наряду с более старыми особями, участвуют самки по второму году. В вольерах же соболя иногда не приходят в течку до пятилетнего возраста, а число огулявшихся самок обычно не превышает 10—15%. Раевским, в противоположность всем, считавшим соболя стенотопным видом, доказана его эуритопность, а также способность, при надлежащей охране, довольно быстро восстанавливать свою численность.

Путем кольцевания и многочисленных троплений (летом с собакой) детально изучен вопрос о размерах и характере индивидуальных участков соболя, обычно неизменных в течение ряда лет. Очень интересны данные об активной защите соболями своих участков от других особей того же вида, проникающих в их пределы. Установлены географические (по сравнению с Саянами и Баргузинским хребтом, по данным Тимофеева, 1937—1942), сезонные и индивидуальные особенности питания соболей и пр. Труд Раевского содержит и теоретические обобщения, он наглядно показывает особенности внутривидовой конкуренции в популя-

ции соболей; вместе с тем из него многое может быть почерпнуто для рационализации фермового разведения животных.

Из других представителей семейства куньих в заповедниках много сделано по изучению лесной куницы, экология которой служила предметом исследований в Кавказском (Донауров, Теплов, Шикина, 1938), Центрально-Лесном (Кончиц, Юргенсон, 1933—1937), Печорско-Илычском (Тепловы, 1940—1946) и на северном пределе распространения вида — в Лапландском заповеднике (Насимович, 1942). Сравнительно-географическую сводку по биологии лесной куницы и соболя недавно закончил Юргенсон (1947), ранее описавший экологию кидаса в Печорско-Илычском заповеднике.

Значительный интерес представляют исследования заповедников по экологии росомахи и выдры, одних из наименее изученных видов нашей страны. Оба эти хищника сравнительно малочисленны, отличаются скрытым образом жизни, что сильно затрудняет сбор наблюдений по их биологии. Экология росомахи изучалась в Лапландском заповеднике (Семенов-Тян-Шанский, Насимович, 1937—1941) и Печорско-Илычском (Донауров, Теплов, 1941—1947), в результате чего были получены новые данные, во многом расходящиеся с трафаретными представлениями о жизни хищника. Прослежена жизнь росомахи в течение зимнего времени, ее адаптации к движению по снегу, способы охоты (обычны случаи, когда росомахи преследуют диких северных оленей и даже зайцев путем активной погони), размеры и характер кочевок, взаимоотношения с хищниками других видов, роль росомахи в природном комплексе северной тайги. Экология выдры изучалась в четырех, различных по своему ландшафту заповедниках: Лапландском (Владимирская), Печорско-Илычском (Теплов, 1947), Кондо-Сосвинском (Георгиевская, 1946) и Астраханском (Ромашова, 1943) — это первые серьезные исследования по выдре в СССР. Особенный интерес представляет сводка Ромашовой, подробно описавшей своеобразную жизнь выдры в условиях пессимума для этого вида.

К мало изученным видам принадлежат и наши бурые медведи, еще широко распространенные в пределах СССР. После Ширинского-Шихматова (1900) и Динника (1914) в течение длительного времени биологией их почти никто не занимался. Лишь в последние пятнадцать лет в этом отношении произошел заметный сдвиг и экология бурых медведей стала предметом исследований многих заповедников, благодаря чему получен интересный материал из самых различных частей ареала (Кавказ, Великолукская обл., Коми АССР, Кольский полуостров, Камчатка). К сожалению, опубликована лишь небольшая часть работ (Юргенсон, 1937, и др.).

Еще менее изучена биология большинства крупных кошек, ареал которых сокращается год от году, и лишь в заповедниках, где звери взяты под охрану, стало возможным ближе познакомиться с их жизнью. Труд этот взял на себя Л. Капланов (1941). Работая в Сихотэ-Алинском заповеднике, он с редкой настойчивостью и умением, подчас серьезно рискуя, собирал материал по биологии амурского тигра, результатом чего явился ценный труд. В нем изложены оригинальные наблюдения автора за жизнью тигров, причем подробно освещены такие вопросы, как характер и длина кочевок тигров, питание (главные объекты охоты — кабаны, а также изюбри, лоси и др.), взаимоотношения с другими хищниками — медведями, волками, харзами. Подробно описана жизнь тигровых выводков. По данным Капланова индивидуальный участок взрослого тигра иногда достигает 3,5 тыс. км², в сутки же хищник проходит до 20—50 км. По Капланову, в 1939—40 г. в заповеднике на площади около 30 тыс. км² жило 10—12 тигров. В районах обитания тигра почти не встречаются волки, активно преследуемые хищником, что в

значительной степени компенсирует вред, приносимый тигром копытным [4].

Литература по речному бобру чрезвычайно обширна, но большинство дореволюционных русских работ было посвящено лишь указаниям на исчезновение в том или ином районе бобров, в былое время распространенных почти повсеместно (Кеппен, 1902). Серьезное стационарное изучение биологии наших бобров началось лишь с организацией в СССР бобровых заповедников. В 1935 г. Федюшин дал сводку имеющихся сведений по биологии речного бобра, написанную в основном еще по иностранным источникам с дополнением их собственными наблюдениями в Белорусском заповеднике. С того времени изучение бобров в СССР ушло далеко вперед: в Воронежском заповеднике для бобров установили характер и сроки цикла периодических явлений, требования в отношении выбора места для жилья, особенности питания и размножения. Была прослежена динамика численности животных в больших колониях, влияние на бобров различных факторов среды и выработаны методы учета их поголовья (Хлебович, Лавров, 1934—1947). В то же время добились успешного разведения животных в неволе, осветив комплекс связанных с этим вопросов: отлов, транспортировку, тип вольер, кормление зверей, подготовку к размножению, уход за взрослыми и молодыми и т. д. (Лавров, 1938—1947). Несколько позже были получены основные сведения по экологии сибирских бобров, изучавшихся в Кондо-Сосвинском заповеднике (Георгиевская, Скалон, 1941—1946). В последние годы в Воронежском заповеднике обследованы паразитофауна бобра, его болезни, разработаны меры профилактики и способы лечения больных животных (Борисов, Москалев, Орлов и др., 1940—1946).

В целях реакклиматизации за 1934—1946 гг. из Воронежского заповедника вывезено более полутысячи бобров, выпущенных во многих заповедниках и временных заказниках. Переселение бобров в новые места прошло успешно: почти всюду животные хорошо размножаются, заметно увеличились в числе и начали расселяться в соседние районы. В большинстве заповедников, где были выпущены бобры, собраны обстоятельные сведения об их жизни в новых местах. Отмечены небольшие изменения в сроках размножения и высокая приспособляемость зверей к местной кормовой базе и жизни в водоемах разного типа.

Если мы обратимся к копытным, то должны будем отметить, что за весь дореволюционный период по их биологии сделано довольно мало. Изучение этой группы широко развернулось после Октябрьской революции с созданием заповедников, послуживших главным полем для разработки экологии копытных. В заповедниках с наибольшей полнотой, для ряда видов во многих частях ареала, освещена биология косули, оленей, лося, дикого северного оленя, туров и кабанов.

Насколько широко было поставлено изучение экологии некоторых видов копытных, можно судить по тому, что по оленям рода Cervus обстоятельные исследования проведены в заповедниках: Крымском (Котовщикова, 1936), Кавказском (Насимович, Жарков, 1936—1941), Воронежском (Мертц, 1946), Алтайском (Дмитриев, 1938), Сихотэ-Алинском (Капланов, 1941), Судзухинском (Бромлей), Дарганатинском (Аму-Дарья, Клюшников), Тигровой балке (р. Вахш, Строганов). Экология лосей изучалась в Тульских засеках (Лихачев. 1939), Бузулукском бору (Кнорре, 1939), Окском (Бородин, 1940), Мордовском (Л. В. Шапошников, 1947), Центрально-Лесном (Юргенсон, 1937), Печорско-Илычском (Теплов, Кнорре, 1947), Лапландском (Семенов-Тян-Шанский, 1946), Алтайском (Дмитриев, 1938), Сихотэ-Алинском (Капланов, 1941) и т. д.

Новые сведения получены также по экологии серн (Насимович,

---

[4] За год тигр съедает в среднем 30 копытных или около 3 тыс. кг мяса в живом весе.

Жарков, 1936—1941), горала — Nemorhaedus goral (Абрамов, Бромлей, 1939—1947), кабарги (Костин, Ф. Шапошников, Салмин, 1940—1941), архара — Ovis poloi (Соколов, 1939), снежного барана (Аверин, 1947), кулана — Equus h. hemionus в Бадхизском заповеднике (Гептнер, Ишунин и Коровин, 1945) и др. В связи с акклиматизацией в 1938 г. в нескольких заповедниках пятнистых оленей (Cervus nippon hortulorum) их экология, в новой для зверей обстановке, изучалась в Бузулукском бору, Хоперском, Окском, Мордовском, Ильменском и других заповедниках.

В ряде заповедников проведено сравнительное изучение экологии нескольких видов копытных (Лапландский, Кавказский, Алтайский, Сихотэ-Алинский, Судзухинский), что значительно повысило ценность полученных данных.

Из большой серии работ по копытным особенно следует отметить исследования О. Семенова-Тян-Шанского (1934—1947). Последний, работая по экологии лося на пределе его распространения (Лапландский заповедник), широко применил тропления с тщательной регистрацией всех следов деятельности, в результате чего ему удалось в деталях проследить жизнь лосей в течение большей части года, выяснить размеры участков, занимаемых отдельными группами и особями, длину суточного пути, определить размеры суточного рациона и пр. Столь же интересная работа, написанная на основании десятилетних наблюдений, составлена им по экологии дикого северного оленя, где ярко обрисованы особенности жизни стадных животных и прослежен рост численности диких северных оленей в Лапландском заповеднике (с 90—100 голов в 1929 г. до 980 в 1941 г.). В его работах подробно разобран различный характер адаптаций обоих животных.

В Бузулукском Бору Кнорре (1939) добился больших успехов в одомашнивании лосей и использовании их как транспортных животных.

Еще перед Отечественной войной Главным управлением по заповедникам начаты широкие мероприятия по восстановлению зубров в СССР. Во время войны в Аскания-Нова и Крымском заповеднике зубры были полностью уничтожены и теперь временно большая часть работы сосредоточена в Кавказском заповеднике, куда зубры завезены[5] в 1939 г., и Беловежской Пуще. Заблоцкий, давно работающий по восстановлению зубров, настоящему вопросу посвятил большую серию работ (1938—1947) и сейчас подготавливает монографию по всему роду Bison.

В результате исследований по копытным, проведенных в заповедниках, установлены наиболее типичные черты экологии отдельных видов этой группы, сроки биологических явлений в различных географических районах, роль многих факторов среды, в особенности снежного покрова. Для ряда видов разработана методика количественного учета (дикий северный олень, крымский и кавказский олени, лось, туры), что позволило перейти к изучению динамики их численности. В настоящее время как никогда назрела необходимость в критической сводке, обобщающей в эколого-географическом плане данные по всей группе копытных в целом.

IV

Из класса птиц мы остановимся только на исследованиях по тетеревиным, экология которых изучалась во многих заповедниках, причем были получены интересные данные по динамике численности. Последним вопросом давно занимается С. Северцов (1930—1942), в течение нескольких лет совершивший ряд кратковременных поездок в Башкирский и Ильменский заповедники и другие районы, где им проводился

[5] Местная форма — кавказский зубр — истреблена в годы гражданской войны. Биология кавказского зубра хорошо освещена в сборнике, изданном Главным управлением по заповедникам («Кавказский зубр», 1940).

количественный учет животных, преимущественно тетеревиных. Из его многочисленных работ наибольший интерес представляет сводка «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941). Но, читая ее, вполне убеждаешься, что без обстоятельных знаний всех сторон биологии животных правильно решить этот сложный вопрос на основе одних общих теоретических предпосылок чрезвычайно трудно. Поэтому только в тех заповедниках, где стационарным изучением биологии тетеревиных занимались в течение многих лет, смогли добиться и значительных успехов в разработке этого сложного вопроса.

Экологией тетеревиных в течение 11 лет занимался в Лапландском заповеднике О. Семенов-Тян-Шанский (1938—1947), опубликовавший лишь часть своих наблюдений. Ему удалось проследить особенности сезонной жизни, питания, размножения и другие стороны биологии глухаря, белой и тундряной куропатки и др. По его данным, на севере определяющую роль для «урожая» большинства тетеревиных играют температуры, так как при слишком холодной погоде (средней температуре ниже +5° для одной из декад июня) многие кладки яиц погибают. Интересно, что для «урожая» глухаря особенно губительны именно низкие средние температуры, а не абсолютные минимумы, так как во время последних птицы более «крепко» сидят на гнезде. Высокие «урожаи» глухаря, когда птиц бывает в 5—15 раз больше, чем в неурожайные годы, наблюдаются при средней температуре каждой из декад июня не ниже +8°. Тундряная куропатка, также страдающая от летних волн холода, становится малочисленнее после снежных и неблагоприятных зим, когда птицы голодают, а уцелевшие плохо размножаются.

Значительная часть выводов Семенова-Тян-Шанского, повидимому, справедлива для большей части северных районов таежной зоны. Теплов (1947), около десяти лет работающий в Печорско-Илычском заповеднике, подтвердил правильность основных выводов первого исследователя о неблагоприятном действии холодных июньских температур на численность тетеревиных. Кроме того, им показано, что у белой куропатки в условиях таежной зоны низкие «урожаи» бывают вследствие затяжных зим, после которых задерживается переход птиц на весенние корма, куропатки сильно худеют и затем плохо размножаются. Интересно, что в обоих заповедниках ни разу не наблюдались эпизоотии тетеревиных, колебания же урожайности кормов, например ягод, существенного влияния на численность большинства видов не оказывали. Между тем раньше многие именно этим факторам отводили определенную роль. Исследования Семенова-Тян-Шанского и Теплова убедительно показывают, что в северной подзоне тайги численность большинства тетеревиных регулируется в основном температурными факторами.

Очень ценные исследования по экологии куриных проведены Кириковым (1935—1947), описавшим в ряде очерков жизнь глухарей и других тетеревиных на южном Урале (Башкирский заповедник). Им разработана методика определения возраста глухарей, доказан годичный срок для их полового созревания[6] и проведены интересные наблюдения за токовым и гнездовым периодом жизни тетеревиных.

Недавно Шамыкиным (1947) в Сихотэ-Алинском заповеднике закончена интересная работа по экологии уссурийских рябчиков. Располагая данными за 7 лет по встречам в летне-осенний период 621 выводка рябчиков с общим числом цыплят около 8 тыс., он смог проследить динамику отхода молодняка. Подробно описана возрастная и сезонная смена пера и влияние на птиц низких температур [этому вопросу уделяет значительное внимание также Донауров (1947) в Печорско-Илычском заповеднике, отмечающий, что в период наста, когда рябчики лишены

[6] К этому же выводу пришел Семенов-Тян-Шанский (1938—1947).

возможности зарываться в снег, они сильно страдают от морозов]. В Приморском крае на восточных отрогах Сихотэ-Алиня рябчики совершают своеобразные суточные миграции, днем кормясь на малоснежных солнцепеках, а на ночь перелетая на лучше оснеженные западные склоны.

Ю. Аверин (1938) в Кавказском заповеднике дал первое подробное описание жизни кавказского эндемика — горного тетерева (Lyrurus mlokosiewiczi), распространенного в альпийской и субальпийской зонах. Ему удалось, наряду с другими интересными сторонами биологии, подробно описать токовый период жизни птиц, отличающийся у кавказского тетерева большим своеобразием. Аверину (1947) принадлежат оригинальные наблюдения за жизнью каменного глухаря (Tetrao urogalloides) в Кроноцком заповеднике.

Ульяниным (1939—1941) и Михеевым (1940) сделаны интересные наблюдения по биологии размножения белых куропаток и тетеревов в Наурзумском заповеднике. Исследования по экологии тетеревиных, кроме того, проводились в Алтайском заповеднике (Фолитарек, Цвеленьев, 1938).

Все эти работы далеко подвинули нас в познании экологии тетеревиных, дав руководящие указания о факторах, определяющих динамику численности большой группы видов.

Исключительно ценный вклад сделан заповедниками в изучение экологии следующих отрядов птиц: чаек (заповедники Астраханский, Кизыл-Агачский, Гассан-Кули, «Семь островов» и исследования на оз. Киево Исакова, Распопова и др.), чистиков и гагар (заповедник «Семь островов»), гусиных («Семь островов», Астраханский, Наурзумский и другие заповедники), веслоногих («Семь островов», Астраханский), цаплевых (исследования Ромашовой и др., главным образом в Астраханском заповеднике), хищных птиц и сов (Лапландский, Печорско-Илычский, Тульские Засеки, Крымский, Кавказский, Наурзумский и т. д.).

V

С 1924 г. в СССР начата работа по кольцеванию птиц, с 1934 г. она передана вновь организованному Центральному бюро кольцевания, находящемуся в ведении Главного управления по заповедникам. Работой бюро в течение долгого времени руководил ныне покойный В. Н. Вучетич, впоследствии Б. М. Житков и Г. П. Дементьев, а в последние годы А. Михеев. Центральное бюро кольцевания ставит своей задачей изучение миграций птиц, как одного из элементов общей биологической проблемы периодических циклов жизнедеятельности животных в разных географических условиях. За время с 1934 г. кольцами Бюро отмечено около 100 тыс. птиц; в этой работе широко участвуют многие заповедники. Возврат колец по промысловым птицам, составляющим большинство из числа окольцованных, равен 6—7%. В результате работ Бюро кольцевания (Вучетич, Тугаринов, Дементьев, Михеев, Птушенко и др., 1937—1947) в пределах СССР среди благородных и нырковых уток установлено существование больших гнездовых популяций, имеющих общие места зимовок. Интересные выводы получены в отношении серых гусей, некоторых чистиковых и чаек.

В большинстве заповедников по многим объектам в течение длительного времени ведутся фенологические наблюдения, часть которых обобщена в так называемых «Летописях природы» заповедников, инициатором создания которых явился С. Преображенский (1947). Сколь много интересного обещает эта область науки можно судить по более чем десятилетнему опыту фенологических наблюдений в Лапландском заповеднике, где данная работа с большой любовью к делу проводилась О. Семеновым-Тян-Шанским (1939—1940). В одной из его работ дана сводка

по прилету и отлету, отчасти также по срокам размножения 50 видов перелетных птиц за период 1928—1939 гг. Им описан нормальный порядок периодических явлений в жизни птиц на фоне смены природных аспектов по месяцам и проведен вариационностатистический анализ сроков прилета и отлета ряда птиц с целью выяснения времени наступления этих явлений в зависимости от условий среды, в частности температуры.

Автор приходит к выводу, что зависимость времени прилета птиц от температуры носит иной характер, чем от других фенологических явлений, так как при ранней весне птица прилетает (в сравнении с другими периодическими явлениями) относительно поздно и поэтому при более высокой температуре воздуха; а при поздней весне — при более низкой температуре воздуха, чем нормально. Таким образом, срок прилета зависит как от температурных условий данного года, так и от свойства вида прилетать к определенному сроку.

Отлет некоторых птиц связан с температурой воздуха месяца, предшествующего отлету (чем холоднее, тем раньше отлет варакушки, белой трясогузки, крохалей, лебедя); другие виды не обнаруживают явственной зависимости от температуры. Как правило, птицы отлетают, не дожидаясь момента, когда условия жизни станут критическими. В связи с этим отлет птиц происходит при более высокой температуре, чем прилет.

Семенов-Тян-Шанский считает, что постоянного фенологического процесса, общего всему органическому миру, не существует. Если весною периодические явления протекают более или менее согласно, то это зависит только от особого значения весеннего тепла в период таяния снега и начала вегетации растений; начиная с лета время наступления периодических явлений определяется различными причинами, смотря по природе объекта. Осеннего хода фенологических явлений, аналогичного весне — нет.

VI

Паразитологические исследования млекопитающих и птиц в заповедниках начаты сравнительно недавно и проводились пока в ограниченном числе заповедников, главным образом в Астраханском (В. и М. Дубинины, Олсуфьев, 1935—1943), Воронежском (Борисов, Орлов, Москалев и др., 1940—1946), Крымском (Рухлядев, Каденации, 1939—1946), Кавказском (Журавлева, Раушенбах, Высоцкая, Рухлядев, 1939—1947) и в меньшей мере в других: Центрально-Лесном (Олсуфьев, 1937), Хоперском (Рухлядевы, 1947), Дарвинском и Мордовском (Олигер), Лапландском (Белопольский и др., 1938), «Семь островов» (Волкова, 1940). Кондо-Сосвинском (Раевский, В. Скалон, 1940—1947), Сихотэ-Алинском (Грунин, 1939) и Судзухинском (Волкова). Однако, вследствие малой изученности вопроса, эти исследования уже на первых шагах дали много интересного. Для иллюстрации сказанного остановимся на паразитологических исследованиях Астраханского заповедника, носивших экологический характер. В. и М. Дубиниными обследована паразитофауна многих видов цапель, некоторых уток, пеликанов, баклана, из млекопитающих кабана и др. Исключительный интерес представляет их работа по паразитофауне некоторых колониальных птиц (N. nycticorax, Plegadis falcinelius, Ardea cinerea, Phalacrocorax carbo и др.), во время которой в течение нескольких лет было исследовано более 600 птиц 12 видов, у которых обнаружено 178 видов наружных и внутренних паразитов, частью оказавшихся новыми формами. Одновременно изучались изменения в паразитофауне птиц в зависимости от состава пищи хозяина, миграций, сезонных явлений и других экологических факторов. Авторы работы устанавливают наличие большой группы однородных паразитов у систематически далеко стоящих видов птиц, что обусловливается однотипностью экологических условий заповедника, заражением птиц преимуще-

ственно паразитами, промежуточные хозяева которых являются водными животными, поедаемыми птицами, а также колониальным образом жизни хозяев. Обилие комаров и слепней способствует широкому распространению кровепаразитов. Отмечается наличие возрастной специфичности паразитов, что переплетается с влиянием характера оперения на эктопаразитов.

При перелете птиц с юга на север происходит разрыв естественного цикла развития паразитов, вследствие чего хозяин освобождается от части их; некоторые, кроме того, гибнут со временем, не будучи способны приспособиться к новым условиям. Поэтому в весенний период у птиц убывает число видов заражающих их паразитов и снижается интенсивность заражения. Значительное нарастание числа паразитов установлено в послегнездовый период. Отмечено наличие годовых колебаний в составе паразитов и интенсивности заражения, что зависит от характера перелета (частота и длительность остановок птиц в пути) и других причин.

Эколого-паразитологические труды Астраханского заповедника являются ценным вкладом в советскую паразитологию. Выполненные с большой тщательностью и умением, содержащие важные теоретические выводы, они открывают новые пути для решения всей проблемы.

Чрезвычайно плодотворными были паразитологические исследования Рухлядева (1939—1947) в Крымском, а затем Кавказском заповедниках, подробно изучившего гельминтофауну промысловых и некоторых других млекопитающих горного Крыма. Помимо отдельных статей и очерков, Рухлядевым дана большая сводка по Крыму (1946), где он обобщает результаты своих многолетних исследований.

VII

Подведем некоторые итоги. Заповедники СССР, сохраняя и умножая природные богатства родины, одновременно проделали огромную научно-исследовательскую работу. В результате ее достигнуты исключительные успехи в изучении фауны нашей страны и разработке многих проблем экологии млекопитающих и птиц. Особенно следует отметить большой теоретический вклад, сделанный заповедниками в изучение закономерностей изменения сроков и характера циклов периодических явлений у отдельных видов в разных частях их ареала. Исключительно плодотворной была работа заповедников в области изучения сезонных миграций птиц и некоторых млекопитающих. Значительные успехи достигнуты в разработке методов количественного учета животных в связи с изучением динамики населения больших популяций зверей и птиц. Много нового и принципиально важного внесено заповедниками в познание структуры и биоценотических отношений в некоторых животных комплексах (птичьи «базары» и колонии). Изучение болезней и паразитофауны промысловых животных так же во многом ушло вперед благодаря работе заповедников в этой области. В изучении аутэкологии отдельных групп и видов животных особенно много сделано в отношении копытных, куньих, речного бобра, тетеревиных, утиных, чистиковых, чаек и многих других.

Огромное практическое значение заповедников очевидно. Оберегая ценные виды нашей фауны от истребления, заповедники одновременно способствовали восстановлению их поголовья в СССР; в особенности это касается соболя и других куньих, копытных, многих видов птиц. В последнее десятилетие начаты широкие мероприятия по реакклиматизации по всему пространству былого ареала речного бобра и выхухоли. В заповедниках освоен весь комплекс вопросов, связанных с выловом, транспортировкой и клеточным разведением бобров, много сделано по одомашниванию лосей, как новых транспортных животных, успешно аккли-

матизирован ряд ценных промысловых видов. Таким образом вся работа заповедников направлена к умножению и рациональному использованию природных богатств нашей страны в интересах всего народа.

Литература [7]

1. Аверин Ю. В., Кавказский тетерев, Тр. Кавк. з-ка, т. I, 1938.—2. Аверин Ю. В., Насимович А. А., Птицы горной части сев.-зап. Кавказа, Тр. Кавк. з-ка, т. I, 1938.—3. Аверин Ю. В., Ушков С. Л., Животный мир, Сб. «Ильменский заповедник», 1940.—4. Бородин Л. Н., Материалы к познанию пластинчатоклювых Астр. з-ка, Тр. Астр. з-ка, т. II, 1938.—5. Бородин Л. П., Размещение, учет и кормовая база лося в Окском з-ке, Тр. Окск. з-ка, т. I, 1940.—6. Васильев В. В., Раевский В. В., Георгиевская З. И., Речные бобры и соболи в Кондо-Сосвинском з-ке, Тр. Кондо-Сосвин. з-ка, т. I, 1941,—7. Верещагин Н. К., Дагестанский тур (Capra cylindricornis) в Азербайджане, Тр. Зоол. ин-та Аз. ФАН, т. IX/45, 1938.—8. Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И., Очерк зимней фауны юго-вост. Кара-Кумов, Природа, № 6, 1938.—9. Владимирская М. И., Птицы Лапланд. з-ка, Тр. Лапл. з-ка, т. II, 1947.—10. Владимирская М. И., Экология белки на северном пределе ее распространения, Тр. Лапл. з-ка, т. II, 1947.—11. Воробьев К. А., Материалы к орнитологической фауне дельты Волги и т. д., Тр. Астр. з-ка, т. I, 1936.—12. Даль С. К., Материалы по систематике и биологии крымской косули, Зап. Крымск. об-ва ест. и люб. пр., т. XII, 1930.—13. Деливрон А. Р., Птицы Наурзумских степей, Тр. Наурзум. з-ка, т. I, 1938.—14. Дементьев Г. П., К фауне наземных позвоночных юго-зап. Туркмении. Уч. зап. МГУ. Биология. Матер. по фауне Туркмении, 1945.—15. Дементьев Г. П., Спангенберг Е. Н., Рустамов А. К., Очерк фауны позвоночных хребта Гяз-Гедык, ДАН, т. 56, вып. I, 1947.—16. Дмитриев В. В., Копытные звери Алт. з-ка и т. д., Тр. Алт. з-ка, т. I, 1938.—17. Донауров С. С., Распространение и питание дневных хищных птиц в Печор.-Илыч. з.-ке, Тр. Печор.-Илыч. з-ка, т. IV, ч. 2, 1947.—18. Донауров С. С., Рябчик в Печор.-Илыч. з-ке, Тр. Печор.-Илыч. з-ка, т. IV, ч. I, 1947.—19. Донауров С. С., Теплов В. П., Кабан в Кавказ. з-ке, Тр. Кавк. з-ка, т. I, 1938.—20. Донауров С. С., Теплов В. П., Шикина П. А., Питание лесной куницы в условиях Кавказ. з-ка, Тр. Кавк. з-ка, т. I, 1938.—21. Дубинин В. Б., Изменение паразитофауны каравайки (Plegadis falcinelus L.), вызываемое возрастом и миграцией хозяина, Тр. Астр. з-ка, т. II, 1938.—22. Дубинина М. И., Паразитофауна кваквы (N. nycticorax L.) и ее изменение в связи с миграцией хозяина, Зоол. ж., т. XVI, вып. 3, 1937.—23. Дюнин А. Г., Баклан в дельте Волги, Науч. тр. госуд. з-ков, Астр. з-к, серия I, вып. 1, 1936.—24. Жарков И. В., Экология и значение лесных мышей в лесах Кавк. з-ка, Тр. Кавк. з-ка, т. I, 1938.—25. Жарков И. В., Методы учета численности охраняемых животных путем организации учетной работы в Кавк. з-ке, НМЗ, вып. IV, 1939.—26. Жарков И. В., Результаты учета животных в Кавк. з-ке в 1939 г., НМЗ, вып. VII, 1940.—27. Журавлева К. В., Раушенбах Ю. А. Рекогносцировочное гельминтологическое исследование как первый этап изучения гельминтозов копытных зап. Кавказа, НМЗ, вып. IV, 1939.—28. Заблоцкий М. А., Тридцать пять лет разведения зубров и их гибридов в зоопарке Аскания-Нова, Сб. «Кавказск. зубр.», 1940.—29. Заблоцкий М. А., Современные зубры Беловежской Пуши, НМЗ, вып. IX, 1947.—30. Измайлов В. В., Фауна птиц и млекопитающих Хоперск. з-ка, Тр. Хопер. з-ка, т. I, 1940.—31. Исаков Ю. А., Экология зимовки водоплавающих птиц на южном Каспии, Тр. Всесоюзн. орнитол. з-ка Гассан-Кули, 1940.—32. Исаков Ю. А., Воробьев К. А., Обзор зимовок и пролета птиц на южном Каспии, Тр. Всесоюзн. орнитол. з-ка Гассан-Кули, 1940.—33. Исаков Ю. А., Сазонова О. Н., Холода на птичьих зимовках Каспийского моря в 1939—40 гг., НМЗ, вып. IX, 1947.—34. Ишунин Г. И., Коровин Е. П., Заповедник кулана онагра в Бадхызе, Природа, № 4, 1945.—35. Кавказский зубр, Сборник, 1940.—36. Кафтановский Ю. М., Зимовка птиц в з-ке «Семь островов», Тр. з-ка «Семь островов», т. I, 1941.—37. Кафтановский Ю. М., Опыт сравнительной характеристики биологии размножения некоторых чистиковых, Тр. з-ка «Семь островов», т. I, 1941.—38. Кириков С. В., Возрастные изменения жевательной мускулатуры и строения черепа у глухарей, Зоол. ж., т. XXIII, вып. I, 1944.—39. Кириков С. В., О периодической гибели животных на южной оконечности Урала во время малоснежных и суровых зим, Зоол. ж., т. XXV, вып. 6, 1946.—40. Кириков С. В., Токование и биология размножения южноуральского глухаря, Зоол. ж., т. XXVI, вып. 1, 1947.—

[7] Полный список зоологических работ, выполненных в заповедниках, включает около 600 названий и по техническим причинам не может быть приведен полностью. Зоологические работы, выполненные помимо заповедников, в списке не приводятся. Кроме общепринятых, употребляются следующие сокращения: НМЗ — Научно-методические записки Главного управления по заповедникам; Тр. Алт. з-ка — Труды Алтайского государственного заповедника и т. д.

41. Клейненберг С. Е., Проблема восстановления численности речного бобра в СССР, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 50 (3—4), 1945.—42. Кнорре Е. П., Итоги двухлетних опытов по одомашниванию лося, НМЗ, вып. IV, 1939.—43. Кончиц А. М., Динамика годовых изменений численности охот.-пром. фауны Цен.-Лесн. з-ка, Тр. Цен.-Лес. з-ка, т. II, 1937.—44. Котовщикова М., Материалы по учету и биологии крымского благородного оленя, Тр. Крымск. з-ка, т. I, 1936.—45. Красовский В. П., Материалы по экологии выхухоли, Тр. Хопер. з-ка, т. I, 1940.—46. Красовский В. П., Опыт реакклиматизации речного бобра в Хоперск. з-ке, Тр. Хопер. з-ка, т. I, 1940.—47. Крень А. К., Позвоночные животные з-ка «Лес на Ворскле». Уч. Зап. ЛГУ, № 28, 1939.—48. Лавров Л. С., Опыт клеточного разведения речного бобра, Тр. Воронеж. з-ка, т. I, 1938.—49. Лаптев М. К., Сулима В. И., Фрейберг Л. Р., Всесоюзный орнитологический заповедник Гассан-Кули, Изв. Туркмен. междуведомств. комитета по охр. природы, № 1, 1934.—50. Лихачев Г. Н., Материалы по питанию лося древесными кормами в Тульских засеках, Тр. по лесн. опытн. делу Тульск. засек, т. III, 1939.—51. Макаров В. Н., Заповедники СССР, 1940.—52. Модестов В. М., К экологии гнездового периода чаек в дельте Волги, Зоол. ж., т. XXII, вып. 2, 1943.—53. Морозова-Турова Л. Г., Млекопитающие Мордовск. з-ка, Сб. «Фауна Морд. з-ка», 1938.—54. Насимович А. А., Динамика запасов благородного оленя в Кавказ. з-ке, Тр. Показательн. Кавк. з-ка, т. I, 1936.—55. Насимович А. А., Очерк экологии тура Северцова в Кавк. з-ке, Тр. Кавк. з-ка, т. II, 1947.—56. Насимович А. А., К познанию минерального питания диких животных Кавк. з-ка, Тр. Кавк. з-ка, т. I, 1938.—57. Насимович А. А., Зима в жизни копытных зап. Кавказа, Вопросы эколог. и биоценолог., вып. 7, 1939.—58. Насимович А. А., Сезонные миграции и некоторые другие особенности биологии бурого медведя на зап. Кавказе, НМЗ, вып. VII, 1940.—59. Насимович А. А., Количественный учет серн и динамика их поголовья в Кавк. з-ке, НМЗ, вып. VIII, 1941.—60. Насимович А. А., Новые данные по экологии росомахи в Лапланд. з-ке, Тр. Лапл. з-ка, т. II, 1947.—61. Насимович А. А., Экология лесной куницы в Лапланд. з-ке, Тр. Лапл. з-ка, т. II, 1947.—62. Новиков Г. А., Из опыта биоценотического изучения млекопитающих и птиц еловых лесов Лапланд. з-ка, НМЗ, вып. V, 1940.—63. Новиков Г. А., Экология лесного лемминга на Кольском п-ве, Зоол. ж., т. XX, вып. 4—5, 1941.—64. Огнев С. И., Млекопитающие Центрального Тянь-Шаня, Матер. к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол., вып. 3 (XVIII), 1940.—65. Паразитофауна и болезни диких животных, сб. под ред. А. М. Петрова, 1947.—66. Птушенко Е. С., Материалы к познанию фауны птиц Мордовск. з-ка, сб. «Фауна Мордов. з-ка», 1938.—67. Птушенко Е. С., Предварительные сведения о фауне позвоночных Стрелецкой и Казацкой степей, Тр. Центр.-Черн. з-ка, т. I, 1940.—68. Пузанов И. И., Предварительные итоги изучения фауны позвоночных Крым. з-ка, Сб. работ по изуч. фауны Крымск. гос. з-ка, 1931.—69. Раевский В. В., Жизнь кондо-сосвинского соболя, 1947.—70. Ромашова А. Т., Количественное изучение гнездовых колоний Астр. з-ка, Тр. Астр. з-ка, т. II, 1938.—71. Ромашова А. Т., Биоценологические взаимоотношения в гнездовых колониях цаплевых Астр. з-ка, Тр. Астр. з-ка, т. III, 1940.—72. Салмин Ю. А., К биологии манчжурской или уссурийской белки, Тр. Сихотэ-Алин. з-ка, т. II, 1938.—73. Северцов С. А., Материалы к познанию биологии размножения Tetraonidae (глухарей и тетеревов) в Башкирск. з-ке, Зоол. ж., т. XI, вып. 3—4, 1932.—74. Семенов-Тян-Шанский О. И., Лапландский заповедник, 1937.—75. Семенов-Тян-Шанский О. И., Экология боровой дичи Лапланд. з-ка, Тр. Лапл. з-ка, т. I, 1938.—76. Семенов-Тян-Шанский О. И., Опыт реакклиматизации речного бобра в Лапланд. з-ке, Тр. Лапл. з-ка, т. I, 1938.—77. Семенов-Тян-Шанский О. И., Экология тундряной куропатки в Лапл. з-ке, Вопросы эколог. и биоценол., вып. 6. 1939.—78. Семенов-Тян-Шанский О. И., Опыт изучения хода фенологических процессов в Мурман. обл., Изв. Всес. геогр. об-ва, 1947.—79. Семенов-Тян-Шанский О. И., Дикий северный олень в Лапланд. з-ке, Тр. Лапл. з-ка, т. II, 1947.—80. Семенов-Тян-Шанский О. И., Экология лося на Кольск. п-ве, Тр. Лапл. з-ка, т. II, 1947.—81. Семенов-Тян-Шанский О. И., Опыт учета боровой дичи в Лапланд. з-ке, НМЗ, вып. IX, 1947.—82. Соколов С. С., Материалы к экологии архара Ovis poloi и некоторых других копытных Алма-Атинского з-ка, Зоол. ж., т. XVIII, вып. 3, 1939.—83. Снигиревская Е. М., Грызуны Башкирск. з-ка, Тр. Башк. з-ка, т. I, 1947.—84. Снигиревская Е. М., Матер. по биологии размножения и колебанию численности землероек в Башкирск. з-ке, Тр. Башк. з-ка, т. I, 1947.—85. Снигиревский С. И., Орнитологический очерк Ильменского з-ка, 1929.—86. Снигиревский С. И., Орнитологические экскурсии в широколиственные леса западных предгорий южного Урала, Тр. Башк. з-ка, т. I, 1947.—87. Снигиревский С. И., Орнитологические наблюдения в горной тайге южного Урала, Тр. Башк. з-ка, т. I, 1947.—88. Теплов В. П., Волк в Кавказ. з-ке, Тр. Кавк. з-ка, т. I, 1938.—89. Теплов В. П., Водоплавающие птицы района Печор.-Илыч. з-ка, Тр. Печ.-Илыч. з-ка, т. IV, ч. 2, 1947.—90. Теплов В. П., Материалы по питанию выдры в Печор.-Илыч. з-ке, НМЗ, вып. IX, 1947.—91. Теплов В. П., Глухарь в Печор.-Илыч. з-ке, Тр. Печор.-Илыч. з-ка, т. IV, ч. I, 1947.—92. Теплов В. П., К экологии боровой дичи Печор.-Илыч. з-ка, Тр. Печор. Илыч. з-ка, т. IV, ч. 1, 1947.—93. Теплов В. П., Теплова Е. Н.,

Млекопитающие Печорского з-ка, Тр. Печор.-Илыч. з-ка, т. V, 1947.—94. Теплов В. П., Теплова Е. Н., Значение снежного покрова в экологии млекопитающих и птиц Печорского з-ка, Тр. Печор.-Илыч. з-ка, т. V, 1947.—95. Теплов В. П., Теплова Е. Н., Результаты реакклиматизации речного бобра в Печорск. з-ке, Тр. Печор.-Илыч. з-ка, т. V, 1947.—96. Тимофеев В. К., Материалы по экологии баргузинского соболя, Тр. Баргуз. з-ка, т. I, 1947.—97. Тугаринов А. Я., Козлова-Пушкарева Е. В., Зимовка птиц в Талыше. Тр. Азерб. ФАН, сер. зоол., т. XXIII, 1935.—98. Тугаринов А. Я., Козлова-Пушкарева Е. В., Жизнь птиц на зимовке и Кизил-Агачском з-ке, Тр. Азерб. ФАН, сер. зоол., т. XXXIV, 1938.—99. Туров С. С., Материалы к познанию фауны Кавк. з-ка, ч. 1, Млекопитающие, 1928.—100. Туров С. С., Общий обзор фауны Мордов. з-ка в связи с вопросом ее реконструкции, Сб. Фауна Мордов. з-ка, 1938.—101. Ульянин Н. С., К биологии белой куропатки L. lagopus major Lor. Сев. Казахстана (по наблюдениям в Наурзумском з-ке), Сб. тр. Гос. зоол. музея МГУ, т. V, 1939.—102. Федосов А. В., Итоги первого этапа акклиматизации пятнистых оленей в госзаповедниках РСФСР, НМЗ, вып. V, 1939.—103. Федюшин А. В., Речной бобр, его история, жизнь и опыты по размножению, 1935.—104. Фолитарек С. С., Материалы по питанию баргузинского соболя, Тр. Баргуз. з-ка, т. I, 1947.—105. Фолитарек С. С., Дементьев Г. П., Птицы Алтайск. з-ка, Тр. Алт. з-ка, т. I, 1938.—106. Формозов А. Н., Материалы по экологии водяных птиц по наблюдениям на озерах гос. Наурз. з-ка, Сб. пам. акад. М. А. Мензбира, 1937.—107. Хлебович В. К., Материалы по экологии речного бобра в условиях Воронежск. з-ка, Тр. Воронежск. з-ка, т. I, 1938.—108. Хлебович В. К., Итоги экспедиции по обследованию и количественному учету бобров в бассейне р. Воронеж в 1934 г., Тр. Воронеж. з-ка, т. I, 1938.—109. Хлебович В. К., Зависимость колебаний численности популяции речных бобров от условий обитания. НМЗ, вып. IX, 1947.—110. Цвеленьев Л. А., Материалы по питанию рябчика на Алтае, Тр. Алт. з-ка, т. I, 1938.—111. Шапошников Л. В., О численности лосей и методах их учета в Мордовск. з-ке, НМЗ, вып. IX, 1947.—112. Шерешевский Э., Муфлон в Крым. з-ке, Сб. работ по изучению фауны Крым. з-ка, 1931.—113. Шестаков Г. А., Зимнее питание выхухоли, Тр. Окск. з-ка, т. I, 1940.—114. Шестоперов Е. А., Фауна Репетекского з-ка ТССР, Изв. Туркм. междуведомств. комит. по охране природы, № 1, 1934.—115. Шульпин Л. М., Экологический очерк птиц Алма-Атинского з-ка, Тр. Алма-Атинск. з-ка, т. I, 1939.—116. Юргенсон П. Б., О современном состоянии промысловой фауны в лесных дачах, смежных с Центр.-Лесным з-ком, Тр. Центр.-Лесн. з-ка, т. II, 1937.—117. Юргенсон П. Б., К распространению и биологии промысловой фауны Волжско-Двинского водораздела, Тр. Центр-Лесн. з-ка, т. II, 1937.—118. Юргенсон П. Б., Материалы по питанию и экологии бурого медведя, Тр. Центр.-Лесн. з-ка, т. II, 1937.—119. Юргенсон П. Б., Материалы к познанию млекопитающих прителецкого участка Алтайск. з-ка, Тр. Алт. з-ка, т. I, 1938.

СОДЕРЖАНИЕ

Е. Н. Павловский. К 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции 385
Б. С. Матвеев. Роль эмбриологии в изучении закономерностей эволюции. 389
В. И. Жадин. Закономерности массового развития жизни в водохранилищах. 403
Ю. Полянский и А. Стрелков. 30 лет советской протистологии 415
А. А. Захваткин. Некоторые итоги и перспективы развития сельскохозяйственной и общей акарологии в СССР 437
Г. П. Дементьев. Советская орнитология за 30 лет (1917—1947) 451
А. А. Насимович и В. А. Арсеньев. Итоги зоологических исследований по млекопитающим и птицам в заповедниках СССР 465

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Подп. к печ. 9/IX 1947 г. А 09338 Печ. л. 6
Уч.-изд. л. 9. Зак. 3152. Тираж 4100 экз. Цена 9 руб.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 9 руб.